LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Axonopus* (POACEAE: PANICOIDEAE: PASPALEAE) EN VENEZUELA[1]

The species of the genus *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) in Venezuela

Diego Giraldo-Cañas

Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. Correo electrónico: dagiraldoc@unal.edu.co

[1]Contribución derivada del proyecto "Estudios morfológicos, anatómicos y taxonómicos en gramíneas neotropicales", de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá D. C.

Resumen

Axonopus es un género americano con *ca.* 71 especies, principalmente concentradas en el norte de Sudamérica, con algunos representantes aparentemente introducidos en el Viejo Mundo. Se presenta el estudio taxonómico sinóptico de las especies venezolanas, sus sinónimos, su distribución geográfica y ecológica, se comentan algunas particularidades morfológicas, así como relaciones morfológicas de las especies. Se discuten las afinidades con *Digitaria*, *Paspalum* y *Spheneria*. *Axonopus laxus* Luces se reduce a la sinonimia de *Axonopus capillaris* (Lam.) Chase. Se restablece a *Axonopus gracilis* G. A. Black como especie válida. *Axonopus polydactylus* (Steud.) Dedecca, *Axonopus pubivaginatus* Henrard y *Axonopus ramosus* Swallen, se excluyen de la flora venezolana. Así, *Axonopus* queda representado en Venezuela por 29 especies, de las cuales seis son endémicas.

Palabras clave*: Axonopus, Digitaria, Paspalum, Spheneria,* flora de Venezuela, gramíneas neotropicales.

Abstract

Axonopus is an American genus with ca. 71 species, mainly distributed in northern South America, with some species apparently introduced to the Old World. A synopsis of the Venezuelan species is provided, including synonyms, ecological and geographic distribution, comments on particular morphological features, and morphological relationships of the species. The morphological relationships with Digitaria, Paspalum, and Spheneria are discussed. Axonopus laxus Luces is reduced to synonymy of Axonopus capillaris (Lam.) Chase. Axonopus gracilis G. A. Black is re-established. Axonopus polydactylus (Steud.) Dedecca, Axonopus pubivaginatus Henrard, and Axonopus ramosus Swallen, are excluded from the Venezuelan flora. Thus, a total of 29 Axonopus species occur in Venezuela, which six are endemic.

Key words: Axonopus, Digitaria, Paspalum, Spheneria, Flora of Venezuela, Neotropical grasses.

Introducción

La tribu Paspaleae J. Presl comprende 40 géneros y aproximadamente 581 especies, las cuales poseen un número cromosómico básico de $x = 10$, y éstas son principalmente nativas de las Américas (Morrone *et al.* 2012). A esta tribu pertenece *Axonopus* P. Beauv., un género nativo de las regiones

Recibido: 23/10/2012- Aceptado: 16/12/2012

tropicales y subtropicales de América y se distribuye desde el centro-sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y Chile (sólo registrado en la Isla de Pascua) (Giraldo-Cañas 2008a, 2010), así como en las islas del Caribe, con algunos representantes aparentemente introducidos en África, Australia, Asia tropical y Europa, específicamente en Portugal (Giraldo-Cañas 2008a) y Galicia (España) (Romero Buján 2008). De este género se conocen cerca de 71 especies, las cuales están mayormente concentradas en el norte de Sudamérica (Brasil, Venezuela y Colombia) (Black 1963, Giraldo-Cañas 2008b). Sus especies crecen, principalmente, por debajo de los 1000 m de altitud, y constituyen importantes elementos en las sabanas naturales, los campos, los cerrados, así como en los afloramientos rocosos de los escudos precámbricos sudamericanos (Escudo Guayanés y Escudo Brasileño) (Giraldo-Cañas 2007, 2008b, 2010).

Axonopus incluye hierbas perennes, raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paspaleae por presentar espiguillas solitarias en posición inversa, es decir, con la lema superior opuesta al eje del raquis y por carecer de gluma inferior. Así, las características más contundentes para delimitar el género *Axonopus* son inflorescencias racemosas con espiguillas agrupadas unilateralmente, espiguillas solitarias adaxiales, ausencia de gluma inferior y de pálea inferior y reducción del antecio basal a la lema inferior estéril (Black 1963, Giraldo-Cañas 2007, 2008b, 2010).

La taxonomía de *Axonopus* es compleja y resulta difícil determinar claramente algunos ejemplares, situación que se ve en los herbarios, dada la apreciable cantidad de determinaciones taxonómicas equivocadas, en las que muchos botánicos (inclusive agrostólogos) confunden no sólo especies de *Axonopus* entre sí, sino que muchas de éstas las ubican en otros géneros (obs. pers.), tales como *Digitaria* Haller y *Paspalum* L., e incluso las ubican en *Chloris* Sw. y *Cynodon* Rich. (estos dos últimos son géneros de la subfamilia Chloridoideae). A ello contribuye la gran uniformidad del género *Axonopus* en sus caracteres morfológicos, ya que apenas existen diferencias interespecíficas, tanto en los órganos vegetativos como en las espiguillas (Giraldo-Cañas 2000a, 2007).

En este contexto, en Venezuela se han presentado varias aproximaciones para caracterizar la composición y la taxonomía del género *Axonopus* tanto a nivel nacional como regional (Luces 1942, 1953, Luces de Febres 1963, Bono 1996, Giraldo-Cañas 2000b, Zuloaga *et al.* 2003, 2008, Davidse 2004, Quattrocchi 2006, Morales *et al.* 2007, Nozawa 2007, Nozawa & Pacheco 2007), pero los criterios taxonómicos son disímiles y contradictorios, los que en muchos casos están basados en variaciones mínimas y continuas de las dimensiones y la densidad del indumento de hojas y espiguillas, las cuales se ajustan perfectamente a variaciones locales, situación que se refleja principalmente en la aceptación de numerosos binomios o en la curiosa consideración de sinónimos sin

el necesario estudio detallado del material tipo (Cuadro 1) (Giraldo-Cañas 2010). Lo anterior, unido a la urgencia de desarrollar estudios taxonómicos en gramíneas neotropicales y especialmente venezolanas dada su alta diversidad, justifican el adelantar un estudio taxonómico con el fin de esclarecer y delimitar las especies de *Axonopus* de Venezuela.

El presente trabajo corresponde a una revisión sinóptica de las especies venezolanas de *Axonopus*, con el objetivo de contribuir con el conocimiento de la flora de Venezuela, considerada como una de las más diversas del planeta (McNeely *et al.* 1990, Duno de Stefano *et al.* 2009), y especialmente de su flora agrostológica, la cual asciende a 740 especies (55 endémicas) y 144 géneros (Zuloaga *et al.* 2008). Por otra parte, es absolutamente necesario aportar nuevos trabajos taxonómicos para las gramíneas venezolanas, toda vez que éstos son muy escasos, máxime en los géneros ricamente diversificados en Venezuela como lo es *Axonopus*, el cual ocupa el tercer lugar en riqueza de especies (29) en la flora agrostológica venezolana, después de *Paspalum* L. (93 especies) y *Panicum* L. (70) (Zuloaga *et al.* 2008).

Cuadro 1. Número de especies reconocidas por diferentes agrostólogos para el género *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae) en Venezuela.

Autor y año de publicación	Año de la publicación	Número total de especies reconocidas para Venezuela	Número de especies endémicas reconocidas para Venezuela
Luces (1942)	1942	12	0
Black (1963)	1963	28	7
Giraldo-Cañas (200b)	2000b	25	7
Zuloaga *et al.* (2003)	2003	30	6
Davidse (2004)	2004	38	Sin datos
Quattrocchi (2006)	2006	27	9
Nozawa & Pacheco (2007)	2007	34	Sin datos
Zuloaga *et al.*(2008)	2008	34	5
Giraldo-Cañas	*	29	6

* Este estudio

Materiales y métodos

Las técnicas utilizadas corresponden a las empleadas clásicamente en taxonomía y sistemática biológicas (Giraldo-Cañas *et al.* 2012). Se siguió el concepto morfológico de especie, con base en los postulados de Crisci (1994), Uribe Meléndez (2008) y Giraldo-Cañas *et al.* (2012): "*una especie se define como un conjunto de individuos que presenta un espectro continuo de variación fenotípica y separado de otros conjuntos por discontinuidades morfológicas; en otras palabras, las especies son hipótesis acerca*

de la discontinuidad de la naturaleza". La circunscripción taxonómica infragenérica de *Axonopus* se realizó siguiendo lo indicado por Giraldo-Cañas (2000c, 2008b), mientras que la consideración de nuevos sinónimos genéricos se basó en lo señakaldo por López & Morrone (2012), toda vez que dichos autores incluyeron recientemente los géneros *Centrochloa* Swallen y *Ophiochloa* Filg., Davidse & Zuloaga en *Axonopus*. La ubicación de *Axonopus* en la tribu Paspaleae y la subtribu Paspalinae Griseb. Se basó en Morrone *et al.* (2012). Cabe destacar que la descripción genérica aquí presentada se hizo en base a todas las especies del género y no sólo en las especies venezolanas.

La terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales siguió la terminología clásica agrostológica, excepto en lo que tiene que ver con los términos **caña** (= culmo), **entrenudo** (= internodio), **estolonífero** (= cundidor), **nervios** (= venas), **aparatos estomáticos** (al describir los estomas, se utilizó el término *aparatos estomáticos*, que incluye las células oclusivas, las células subsidiarias, el ostíolo o estoma, así como la cámara subestomática), **tricomas** (= pelos), **asperezas** (término empleado para referirse en forma conjunta a aguijones y ganchos), **fitolitos** (= biolitos, microfitolitos o silicofitolitos), **panoja** (= panícula o paniculodio), **espiguilla** (= espícula o florescencia), **lema** (= lemma), **lema inferior** (= lema estéril), **lema superior** (= lema fértil), **antecio** (= flósculo) y **cariopsis** (= cariopse o cariópside). Así, se pretende contribuir con la estandarización de términos agrostológicos, dado que hay una proliferación de palabras para la morfología de gramíneas, las cuales, en muchos casos, no son homólogas. Con esto se busca contribuir a la imperiosa necesidad de la unificación de términos morfológicos y anatómicos en el contexto de Mayo *et al.* (2008), Assis (2009), Vogt *et al.* (2010) y Schönenberger & von Balthazar (2012). Los términos escritos en negrita corresponden a las formas castellanas adoptadas en la agrostología moderna (Giraldo-Cañas & Peterson 2009a, 2009b, Giraldo-Cañas 2010, 2011, 2012, Peterson & Giraldo-Cañas 2011, 2012).

Se estudiaron las colecciones generales y la mayoría de los materiales tipo de diversos herbarios, tales como AAU, AS, BA, BAF, BRG, CAUP, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, HUQ, IAN, IBGE, INPA, JAUM, K, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, RSA, SI, SP, TOLI, U, UPTC, US, VEN y XAL, abreviados de acuerdo con Holmgren *et al.* (1990). Asimismo, se consultaron todas las descripciones originales de los taxones aquí considerados. Cabe destacar que las palabras *holotipo, isotipo, lectotipo, isolectotipo* y otras similares, están escritas de acuerdo con Martínez-Laborde *et al.* (2002: xi), autores que adoptaron y aconsejaron las formas sin tilde. Dado que existen numerosas obras con las descripciones y las ilustraciones de las especies aquí tratadas, no se repite dicha información y por lo tanto, se remite a la literatura citada para tal fin. Una completa descripción de las formaciones vegetales venezolanas se puede encontrar en Huber (2008), una geográfica-física en Duno de Stefano *et al.* (2009), Schargel

(2011) y Urbani (2011), y fitogeográficas en Cabrera & Willink (1980), de Carvalho & Almeida (2011) y Graham (2011).

Resultados y discusión

***Axonopus* P. Beauv**., Ess. Agrostogr.: 12, 154 et Tabula Methodica. 1812.

Cabrera Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. Especie Tipo: *Cabrera chrysoblepharis* Lag. [= ***Axonopus chrysoblepharis*** (Lag.) Chase].

Anastrophus Schltdl., Bot. Zeitung (Berlín) 8: 681. 1850. Especie Tipo: *Paspalum platyculmum* Thouars ex Nees [= ***Axonopus compressus*** (Sw.) P. Beauv.].

Lappagopsis Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 112. 1854. Especie Tipo: *Lappagopsis bijuga* Steud. [= *Axonopus bijugus* (Steud.) Chase = *Eriochloa brasiliensis* Spreng. = ***Axonopus brasiliensis*** (Spreng.) Kuhlm.].

Centrochloa Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 25 (4): 192. 1935. Especie Tipo: *Centrochloa singularis* Swallen [= ***Axonopus singularis*** (Swallen) A. López & O. Morrone].

Ophiochloa Filg., Davidse & Zuloaga, Novon 3 (4): 360. 1993. Especie Tipo: *Ophiochloa hydrolithica* Filg., Davidse & Zuloaga [= ***Axonopus hydrolithicus*** (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone].

Plantas herbáceas, gráciles a robustas, perennes, raramente anuales, cespitosas, estoloníferas o rizomatosas. **Cañas** erectas o geniculadas a decumbentes, simples o ramificadas. **Hojas** basales, caulinares a equitantes; **vainas** comprimidas o no, simples, raramente auriculadas (*A. steyermarkii*, *A. succulentus*), redondas o aquilladas, glabras, híspidas o vilosas; **lígulas** cortamente membranáceas, ciliadas (lígula externa sólo en *A. junciformis*); **láminas** lineares, linear-lanceoladas, lanceoladas a filiformes, raramente subuladas, pseudopecioladas (sólo en *A. eminens*), aplanadas o plegadas a involutas, glabras a pilosas. **Inflorescencias** 1-2 (-4), terminales, ocasionalmente laterales, exertas, raramente incluidas en el follaje (*A. triglochinoides*) o en las vainas (en algunos ejemplares de *A. furcatus*); **panojas** simples (racimos de primer orden de ramificación) a ocasionalmente ramificadas hacia su porción proximal (con ramificación de segundo orden), de varios a numerosos **racimos** espiciformes, delgados, raramente un racimo por panoja (esta última condición sólo observada en *A. bryoides*, *A. fastigiatus* y *A. hydrolithicus*), digitados, subdigitados o paniculados, los racimos persistentes en el eje de la inflorescencia al madurar; **raquis** de 0,2-0,7 (-1,4) mm de ancho, triquetro, ocasionalmente alado (condición sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*), liso a más comúnmente escabriúsculo, glabro o piloso, entonces los tricomas simples o de base tuberculada, generalmente fértil en toda su extensión, raramente termina en una prolongación estéril (situación sólo observada en *A. bryoides*, *A. chrysoblepharis* y *A. hydrolithicus*), con una espiguilla fértil en su ápice (excepto en *A. bryoides, A. hydrolithicus* y en algunos ejemplares de *A. chrysoblepharis*); **pedicelo** acetabuliforme, crateriforme o triquetro; inserción pedicelo-espiguilla semilunar, raramente oblicua (sólo en *A. purpusii*) a más comúnmente horizontal. **Espiguillas** con dos antecios (aunque uno solo en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, con el **antecio inferior**

representado por la lema inferior), muy raras veces con unas pocas espiguillas con tres antecios (trifloras) en algunas inflorescencias (evento muy escaso en algunas panojas de *A. anceps*, *A. schultesii* y *A. scoparius*), solitarias, muy raramente geminadas (sólo en unas pocas panojas de *A. anceps*, *A. chimantensis*, *A. schultesii* y *A. scoparius*), biconvexas, alternas, sobre dos caras del raquis, imbricadas, subsésiles a cortamente pediceladas, elipsoides, ovoides a raramente fusiformes, de contorno lanceolado, dorsalmente comprimidas, las que se desarticulan por debajo de la gluma superior, glabras, puberulentas o adpreso pilosas, entonces los tricomas simples o raramente de base tuberculada, con el dorso de la gluma y de la lema superiores opuesto al eje del raquis (posición adaxial); **gluma inferior** ausente; **gluma superior** y **lema inferior** tan largas como la espiguilla, raramente más cortas que el antecio superior, subiguales, escariosas a membranáceas, similares, 0-9 nervias; gluma superior extendiéndose debajo del callo como una larga espuela cónica (condición exclusiva de *A. singularis*), entera, raramente erosa; lema inferior generalmente sin setas, raramente con una o dos setas prominentes de base tuberculada (esta última condición sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*); **pálea inferior** y **flor inferior** ausentes; **antecio superior** elipsoide, ovado a oblongo, crustáceo, cartilagineo a coriáceo o membranáceo, raramente blando (*A. caulescens*), ligera a fuertemente papiloso (papilas simples), glabro o con un mechón de tricomas unicelulares simples hacia el ápice o con microtricomas bicelulares distales, pajizo a castaño, cobrizo o negruzco, ocasionalmente hialino (esta última condición es exclusiva de *A. bryoides*), mientras que en *A. hydrolithicus* es hialino sólo en la pálea superior, mientra que su lema superior es cobriza; **lema superior** entera (sólo con algunas asperezas marginales en *A. triglochinoides*), con los márgenes enrollados sobre la pálea superior, y además encierra ligeramente el ápice o la porción proximal de la misma, o libre y sin cubrir la pálea superior (característica sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*); **pálea superior** como la lema superior, entera o con dos pequeños lóbulos (esta última característica sólo observada en *A. bryoides*); **flor superior** perfecta; **porción de germinación** diferenciada, línea de ruptura conspicua y semilunar; **callo** horizontal y de contorno circular; **lodículas** 2, dispuestas hacia la lema superior, ovadas a oblongas, enteras a sublobadas o erosas, glabras; **estambres** 3 (uno en posición media, entre las lodículas, y dos laterales) (2 estambres en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, raramente 3 en algunas espiguillas de *A. hydrolithicus*), anteras dorsifijas, tecas adnatas y paralelas, purpúreas, raramente amarillas; **estilos** 2, estigmas plumosos, purpúreos a cobrizos, raramente amarillos, blancos o blanquecinos. **Cariopsis** elipsoide, obovada, oblonga a ovoide o clavada, dorsiventralmente comprimida; **embrión** 1/3-1/2 de la longitud de la cariopsis; **hilo** punctiforme a oblongo o elíptico, sub-basal o basal.

Especie tipo. *Axonopus aureus* P. Beauv. (lectotipo designado por Hitchcock, Contr. U.S. Natl. Herb. 12: 142. 1908).

Cabe destacar que Chase (1911) eligió como especie tipo a *A. compressus* (Sw.) P. Beauv., en la que pasó inadvertida la propuesta anterior de Hitchcock (1908).

Etimología. Del griego *axon* (αξων) = eje y *pous* (πουç) = pie, probablemente en referencia al eje de las ramificaciones (Dedecca 1956, Crins 1991, Quattrocchi 2006). La historia del género puede ser consultada en Dedecca (1956), Black (1963), Giraldo-Cañas (2001, 2008b) y Cialdella *et al*. (2006).

Tipo fisiológico y anatómico. C_4 NADP-me (MS) (Watson & Dallwitz 1992, Aliscioni 2002, Salariato *et al.* 2011).

Número básico de cromosomas y nivel de ploidía. x = 10 (Watson & Dallwitz 1992), y el nivel de ploidía varía entre 2x y 10x, con una alta frecuencia de diploides, tetraploides y hexaploides (Giraldo-Cañas 2008b).

Observaciones. Pohl (1980), Judziewicz (1990) y Davidse (2004) mencionaron en la descripción génerica de *Axonopus* que éste posee, aunque raramente, gluma inferior. Asimismo, Salariato *et al.* (2011), consideraron la presencia de gluma inferior en varias de las descripciones de diferentes especies austroamericanas: *A. argentinus* Parodi, *A. comans* (Trin. ex Döll) Kuhlm., *A. hirsutus* G. A. Black, *A. iridifolius* (Poepp.) G. A. Black, *A. obtusifolius* (Raddi) Chase, *A. polystachyus* G. A. Black, *A. purpusii* (Mez) Chase y *A. suffultus* (J. C. Mikan ex Trin.) Parodi. No obstante y a pesar de haberse realizado observaciones detalladas de muchas especies a nivel mundial, representantes de todas las categorías infragenéricas, no se econtró la presencia de dicha gluma inferior, ni siquiera en forma rudimentaria. Es por esto que esta estructura se puede considerar ausente en el género. Por otra parte, varios autores definieron las espiguillas de *Axonopus* como sésiles a brevemente pediceladas (Black 1963, Luces de Febres 1963, Nicora & Rúgolo de Agrasar 1987, Do Carmo Bastos 1991, Sousa da Rocha & Secco 2004), pero realmente en este género no hay espiguillas sésiles, todas son subsésiles a cortamente pediceladas.

Características morfológicas y micromorfológicas de la inflorescencia, la espiguilla y el antecio superior. Las inflorescencias son terminales u ocasionalmente laterales, exertas, raramente incluidas en el follaje (*A. triglochinoides* (Mez) Dedecca) o en las vainas (algunos ejemplares de *A. furcatus* (Flüggé) Hitchc.). El número de inflorescencias por caña varía entre una y cuatro, aunque normalmente se encuentran una o dos. Las panojas son simples con racimos de primer orden de ramificación a ocasionalmente con ramificación de segundo orden en la porción proximal de la panoja, de varios a numerosos racimos delgados, muy raramente un racimo por panoja; esta última condición sólo fue observada en *A. bryoides* (G. H. Rua, R. C. Oliveira & Valls) A. López & O. Morrone, *A. fastigiatus* (Nees ex Trin.) Kuhlm. y *A. hydrolithicus* (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone; los racimos pueder ser digitados o paniculados, y persistentes en el eje de la inflorescencia al madurar; el raquis es de 0,2-0,7 mm de ancho en todas las especies, excepto en *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase; en la que el raquis presenta 1-1,4 mm de ancho y en *A.*

hydrolithicus cuyo raquis es de 0,9-1,1 mm de ancho, y éste es triquetro, salvo en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, en las que es alado; el raquis es liso a más comúnmente escabriúsculo, glabro o piloso, caso en el cual los tricomas son simples o de base tuberculada. El raquis es generalmente fértil en toda su extensión, raramente termina en una prolongación estéril (situación sólo observada en *A. bryoides*, *A. chrysoblepharis* y *A. hydrolithicus*), con una espiguilla fértil en su ápice (excepto en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, y en algunos ejemplares de *A. chrysoblepharis*).

Por su parte, el pedicelo en el género *Axonopus* exhibe una relativa variedad morfológica, la que se manifiesta en su longitud, en la forma de su porción distal y en el tipo de inserción pedicelo-espiguilla. En cuanto a su longitud, ésta comprende desde *ca.* 0,1 hasta 4 mm de largo (en ningún caso el pedicelo es sésil). La forma más común del pedicelo es la acetabuliforme, la cual se encuentra en la mayoría de las especies; sólo unas cuantas especies se apartan de esta forma, en las que el pedicelo es crateriforme (*A. anceps* (Mez) Hitchc., *A. caulescens* (Mez) Henrard, *A. chrysoblepharis*, *A. comatus* (Mez) Swallen), *A. longispicus* (Döll) Kuhlm.) o triquetro (*A. comans* y *A. siccus* (Nees) Kuhlm.). En *A. anceps* el pedicelo presenta la región distal con los bordes revolutos. Por su parte, la inserción pedicelo-espiguilla es horizontal en casi todas las especies estudiadas, salvo en *A. fastigiatus* y *A. conduplicatus* G. A. Black, en las cuales es semilunar, mientras que *A. purpusii* es oblicua.

Las espiguillas del género presentan dos antecios (aunque uno solo en apariencia, dado que sólo contienen una flor perfecta, al quedar el antecio inferior representado por la lema inferior) y éstas responden al plan básico de las Paniceae (Cialdella & Vega 1996, Giraldo-Cañas 2008b). Éstas se disponen en dos hileras alternas del raquis, las cuales son solitarias, subsésiles en la mayoría de las especies estudiadas, excepto en *Axonopus* serie *Barbigeri*, serie en la que la mayoría de sus especies presenta espiguillas pediceladas (*A. anceps*, *A. comatus*, *A. conduplicatus*, *A. eminens* (Nees) G. A. Black, *A. leptostachyus* (Flüggé) Hitchc., *A. longispicus*, *A. scoparius* (Flüggé) Kuhlm., *A. surinamensis* (Hochst. ex Steud.) Henrard y *A. triglochinoides*), raramente geminadas, sobre dos caras del raquis, ocasionalmente hundidas en cavidades en el raquis (*A. chrysoblepharis*) y superpuestas secuencialmente.

Las espiguillas varían de elipsoides u ovoides a raramente fusiformes y están dorsalmente comprimidas, las cuales se desarticulan por debajo de la gluma superior. Éstas pueden variar de glabras a puberulentas o adpreso pilosas, entonces los tricomas son simples a raramente de base tuberculada (*Axonopus* sect. *Lappagopsis*) o ciliadas (*Axonopus* serie *Fastigiati*). Las espiguillas poseen el dorso de la gluma y de la lema superiores opuestos al raquis (posición invertida de la espiguilla, lo que se denomina como espiguillas adaxiales) y éstas no presentan gluma inferior. La gluma superior y la lema inferior son tan largas como la espiguilla, y éstas son subiguales, escariosas a membranáceas, similares, 0-9 nervias, con los nervios

débiles a marcados, el nervio medio es conspicuo o puede estar ausente. La gluma superior se puede extender debajo del callo como una larga espuela cónica, condición exclusiva de *A. singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone. Por su parte, la lema inferior generalmente carece de setas, aunque raramente puede haber una o dos setas prominentes de base tuberculada; esta última característica es propia de *A. bryoides* (una seta) y *A. hydrolithicus* (dos setas).

El antecio superior puede variar de elipsoide a ovoide, y éste presenta el ápice comúnmente obtuso, raramente puede ser agudo, y su consistencia varía de crustácea a coriácea o membranácea, raramente el antecio superior es blando (condición sólo observada en *A. caulescens*), ligera a fuertemente papiloso, las papilas son simples y éstas están dispuestas regularmente sobre toda la superficie de la lema y la pálea superiores; el antecio superior es glabro o con un mechón de macrotricomas unicelulares hacia el ápice de la lema (raramente en lema y pálea superiores), y/o con escasos microtricomas bicelulares fusiformes ubicados en las regiones medial a distal de la lema y la pálea superiores, o con microtricomas bicelulares con la célula distal globosa (esta última característica es exclusiva de *A. singularis*). Los fitolitos (cuerpos de sílice) se localizan en la porción distal de la lema y la pálea superiores, los cuales exhiben diversas formas (halteriformes de centro corto y final convexo, en cruz delgada y circulares a redondeados). Cabe destacar que no he encontrado en ninguna especie aparatos estomáticos en el antecio superior.

El color del antecio superior va de pajizo a castaño, cobrizo o negruzco, ocasionalmente hialino (esta última condición es exclusiva de *A. bryoides*), mientras que en *A. hydrolithicus* es hialino sólo en la pálea superior, mientras que su lema superior es cobriza (esta última característica es propia de *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*), y éste es tan largo como la espiguilla o más corto que ella. La lema superior es entera (sólo con algunas asperezas marginales en *A. triglochinoides*), con los márgenes enrollados sobre la pálea superior, y además, la lema superior puede encerrar ligeramente el ápice o la porción proximal de la pálea superior, o puede ser libre y sin cubrir la pálea superior (característica sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*). Por su parte, la pálea superior es de textura y ornamento similares a los de la lema superior, y ésta es entera o con dos pequeños lóbulos (esta última característica sólo observada en *A. bryoides*). La flor superior es perfecta, con tres estambres: uno en posición media, entre las lodículas, y dos laterales, raramente puede haber sólo dos estambres, característica sólo observada en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*, o raramente tres en algunas espiguillas de *A. hydrolithicus*.

Afinidades genéricas. En la subtribu Paspalinae, *Axonopus* presenta afinidades morfológicas con *Paspalum;* de hecho, un gran número de sus especies fue descrito originalmente en *Paspalum* o considerado en éste (Flüggé 1810, Trinius 1820, 1826, 1828, 1834, Raddi 1823, Nees ab Esenbeck 1829, Döll 1877, Hackel 1890, Mez 1917a, 1917b, 1921, entre otros), pero ambos

géneros se distinguen por la orientación de la espiguilla con relación al raquis, la que es adaxial en *Axonopus* y abaxial en *Paspalum*, y además, en *Axonopus* las espiguillas son biconvexas, mientras que en *Paspalum* son generalmente plano-convexas o cóncavo-convexas, a veces biconvexas (Watson & Dallwitz 1992, Giraldo-Cañas 2001, 2008b).

Clayton & Renvoize (1999) también relacionaron a *Axonopus* con *Spheneria* Kuhlm., un género monotípico de Brasil, Guyana y Surinam, quizás porque en ambos géneros la gluma inferior está ausente, y adicionalmente, estos autores consideraron a *Spheneria* como un género derivado de *Centrochloa*, el cual a su vez lo reconocieron como un género derivado de *Axonopus*. Cabe destacar que *Centrochloa* fue recientemente incluido en *Axonopus* (López & Morrone 2012). No obstante *Spheneria,* el que también fue ubicado recientemente en la subtribu Paspalinae por Morrone *et al.* (2012), posee espiguillas abaxiales y su pálea superior es biaquillada y ésta está casi completamente cubierta por la lema superior, mientras que en *Axonopus* las espiguillas son adaxiales, su pálea superior es entera o con dos pequeños lóbulos (esta última condición es exclusiva de *Axonopus bryoides*), y el antecio superior presenta los márgenes de la lema superior enrollados sobre la pálea superior, y donde la lema superior encierra ligeramente el ápice de la pálea superior, pero sin llegar a cubrirla en más de la mitad de su área (Watson & Dallwitz 1992, Giraldo-Cañas 2001, 2008b). Al respecto, Judziewicz (1990) cree que *Spheneria* estaría más relacionado con *Paspalum*, en vista de que ambos géneros poseen espiguillas abaxiales, hipótesis que se sigue aquí, toda vez que la orientación de la espiguilla, ya bien sea ésta adaxial o abaxial, es clave en la delimitación de géneros en la subfamilia Panicoideae.

Asimismo, *Axonopus* es superficialmente similar a *Digitaria*, un género de la tribu Paniceae R. Br., pero este último taxón se aparta por tener espiguillas agrupadas en pares, tríadas, tétradas e incluso en grupos de cinco y con orientación abaxial y además, en *Digitaria* la lema superior presenta los bordes membranáceos, generalmente hialinos y plegados sobre la pálea superior (Watson & Dallwitz 1992, Giraldo-Cañas 2001, 2004, 2005, 2008b).

Importancia económica del género *Axonopus*. Unas pocas especies han sido reconocidas de interés práctico, principalmente para céspedes en jardines y campos deportivos, y entre las más propagadas se destacan *A. compressus* (Sw.) P. Beauv. y *A. fissifolius* (Raddi) Kuhlm. Otras especies son consideradas forrajeras naturales de mediano valor, como por ejemplo *A. compressus*, *A. fissifolius*, *A. furcatus*, *A. purpusii*, *A. scoparius* y *A. suffultus*. Dentro de éstas, *A. scoparius* es quizás la más importante económicamente, tanto en Mesoamérica como en el norte de Sudamérica, principalmente en la región andina, ya que se le cultiva como pastura fresca. Sousa Silva (1990) destacó que dos especies de *Axonopus* presentes en el cerrado brasileño, *A. barbiger* (Kunth) Hitchc. (= *A. siccus*) y *A. marginatus* (Trin.) Chase, están entre las principales gramíneas con valor forrajero. Según Filgueiras (1995), *A. aureus* y *A. chrysoblepharis*

son buenas forrajeras, mientras que *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhlm. presenta un valor medio como forrajera. En Brasil se emplean dos especies como ornamentales, *A. aureus* y *A. brasiliensis*, y se les denomina "siemprevivas" (Giulietti *et al.* 1996).

Clasificación infragenérica. Las especies incluidas en el género *Axonopus* poseen características que permiten reunirlas en grupos bien definidos, salvo tres especies las cuales recientemente López & Morrone (2012) transfirieron de dos géneros endémicos brasileños (*Centrochloa* y *Ophiochloa*) al género *Axonopus*, ya que dichos autores no las ubicaron en ninguna de las secciones establecidas para el género; éstas son *A. bryoides*, *A. hydrolithicus* y *A. singularis*. En tal sentido, las especies están agrupadas en cuatro secciones (Giraldo-Cañas 2000c, 2008b) (Tabla 2): *Axonopus* sect. *Axonopus* (representada en Venezuela por 27 especies), *Axonopus* sect. *Cabrera* (Lag.) Chase (representada en Venezuela por dos especies), *Axonopus* sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase (no representada en Venezuela) y *Axonopus* sect. *Senescentia* Gir.-Cañas (aún no se ha documentado es Venezuela, pero es probable su presencia en este país). Los caracteres que delimitan las secciones son:

Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus. Especie Tipo: *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. (= *Milium compressum* Sw.).

Raquis glabro, escabroso o escasamente piloso, los tricomas nunca son de base tuberculada; espiguillas glabras, pilosas o laxamente pubescentes, nunca con tricomas tiesos de base tuberculada; antecio superior pajizo a castaño oscuro, piloso o glabro. Las especies de esta sección están ampliamente distribuidas, desde el centro-sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y la isla de Pascua (Chile) e islas del Caribe, con algunas especies introducidas a África, Australia, Europa (España y Portugal), Hawai e Indonesia. Esta sección es la más homogénea y compleja, la cual reúne alrededor de 62 especies.

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Cabrera* (Lag.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 132, 134. 1911. *Cabrera* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. *Paspalum* sect. *Axonopodes* Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 78. 1829. *Panicum* L. sect. *Cabrera* (Lag.) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3, 1 (2-3): 193, 195. 1834. *Paspalum* L. sect. *Cabrera* (Lag.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 113. 1877. Especie Tipo: *Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase (= *Cabrera chrysoblepharis* Lag.).

Raquis escasa a más frecuentemente densamente piloso, con tricomas tiesos de base tuberculada, dorados, a menudo fasciculados debajo de las espiguillas y ocultándolas; espiguillas glabras o con tricomas simples esparcidos; antecio superior castaño a castaño oscuro, glabro, lustroso. Esta sección está comprendida por dos especies, *A. aureus* P. Beauv. y *A. chrysoblepharis* (Lag.) Chase. *Axonopus* sect. *Cabrera* se distribuye desde el sur de México hasta Paraguay y el sur de Brasil.

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Lappagopsis* (Steud.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 132, 135. 1911. *Lappagopsis* Steud., Syn.

Pl. Glumac. 1: 112. 1854. Especie Tipo: *Lappagopsis bijuga* Steud. [= *Axonopus brasiliensis* (Spreng.) Kuhlm. (= *Eriochloa brasiliensis* Spreng.)].
Raquis y espiguillas cubiertas (o sólo espiguillas) con tricomas tiesos de base tuberculada, blanco-hialinos, nunca dorados; antecio superior castaño a castaño oscuro o negruzco, piloso en la porción distal. Esta sección es endémica de Bolivia, Brasil y Paraguay, y está conformada por sólo tres especies: *A. brasiliensis* (Spreng.) Kuhlm., *A. chaseae* G. A. Black y *A. herzogii* (Hack.) Hitchc.

***Axonopus* P. Beauv. sect. *Senescentia* Gir.-Cañas**, Revista Acad. Colomb. Ci. Exact. 24 (91): 185. 2000. Especie Tipo: *Axonopus senescens* (Döll) Henrard (= *Paspalum senescens* Döll).
Raquis piloso, con tricomas de base tuberculada**,** blanquecinos o hialinos; espiguillas con pilosidad estriado-hirtela a híspidas longitudinalmente entre los espacios internervales, los tricomas simples y cortos, raramente glabrescentes; antecio superior pajizo, con penacho distal o sin el mismo. Esta sección monotípica está distribuida en el norte de Sudamérica: Orinoquia colombiana, Amapá (Brasil), así como en la Guayana Francesa; posiblemente se le encuentre también en Venezuela.

Clave para diferenciar las secciones del género *Axonopus* P. Beauv.

1a.	Raquis glabro, raramente piloso, entonces los tricomas simples	***Axonopus*** sect**. *Axonopus***
b.	Raquis piloso, entonces los tricomas de base tuberculada	2
2a.	Antecio superior pajizo; tricomas del raquis blanquecinos a hialinos	***Axonopus*** sect**. *Senescentia***
b.	Antecio superior castaño a negruzco	3
3a.	Tricomas del raquis blancos; espiguillas pilosas con tricomas de base tuberculada; antecio superior piloso en la porción distal	***Axonopus*** sect**. *Lappagopsis***
b.	Tricomas del raquis dorados; espiguillas glabras o pilosas, entonces los tricomas simples; antecio superior glabro	***Axonopus*** sect**. *Cabrera***

Black (1963), en su tratado sobre el género, describió una serie de categorías infragenéricas para *Axonopus* sect. *Axonopus*, que se resumen a continuación: serie 1, *Axonopus*; serie 2, *Barbigeri* G. A. Black, subserie *Ancipites* G. A. Black, subserie *Barbigeri* G. A. Black, subserie *Scoparii* G. A. Black; serie 3, *Suffulti* G. A. Black; serie 4, *Capillares* G. A. Black; serie 5, *Fastigiati* G. A. Black (Cuadro 2).
La homogeneidad que dentro de las secciones es regla en *Axonopus*, conduce a que la organización propuesta por Black (1963) sea un tanto arbitraria, principalmente en lo que se refiere a las subseries de *Axonopus* serie *Barbigeri*, puesto que varias especies son entidades intermedias entre varias subseries y

aparecen ubicadas en claves diferentes, que deberían en teoría, mantenerse alejadas si se tratara de una clasificación menos artificial (Giraldo-Cañas 2007, 2008b). Por otra parte, las subseries de *Axonopus* serie *Barbigeri* no son monofiléticas (Giraldo-Cañas 2007). Black (1963) agrupó las especies del género basado en similitudes y no en sinapomorfías. En apariencia, parecería que el deseo de Black (1963) no fue establecer grupos naturales, sino más bien reducir el número de entidades con las que debía trabajar en cada uno de los taxones considerados, en un intento por facilitar el complejo reconocimiento de las especies.

Clave para diferenciar las series de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus*

1a. Antecio superior castaño a castaño oscuro ..... ***Axonopus*** serie ***Suffulti***
b. Antecio superior pajizo a verde claro 2
2a. Plantas anuales ..... ***Axonopus*** serie ***Capillares***
b. Plantas perennes 3
3a. Gluma superior largamente ciliada ..... ***Axonopus*** serie ***Fastigiati***
b. Gluma superior no ciliada 4
4a. Gluma superior y lema inferior con nervios marcados, prominentes, el nervio medio frecuentemente prominente ..... ***Axonopus*** serie ***Barbigeri***
b. Gluma superior y lema inferior con nervios no marcados, el nervio medio por lo regular ausente ..... ***Axonopus*** serie ***Axonopus***

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* serie *Axonopus* presentes en Venezuela

1a. Articulación pedicelo-espiguilla oblicua; espiguillas híspidas ..... ***Axonopus purpusii***
b. Articulación pedicelo-espiguilla horizontal; espiguillas pilosas pero nunca híspidas 2
2a. Plantas cespitosas pero sin estolones; regularmente el nervio medio de la gluma superior visible ..... ***Axonopus centralis***
b. Plantas cespitosas y estoloníferas; el nervio medio de la gluma superior tenue a nulo 3
3a. Espiguilla de 2,1-4,0 mm de largo; antecio superior 0,1-0,7 mm más corto que la espiguilla; cariopsis de 1,6-1,9 mm de largo ..... ***Axonopus compressus***
b. Espiguilla de 1,5-1,9 mm de largo; antecio superior 0,1-0,2 mm más corto que la espiguilla; cariopsis de 1,0-1,4 mm de largo ..... ***Axonopus fissifolius***

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* serie *Barbigeri* G. A. Black presentes en Venezuela

1a.	Hojas equitantes	2
b.	Hojas basales, fasciculadas o distribuidas a lo largo de las cañas, pero nunca equitantes	9
2a.	Láminas oblongo-lineares	***Axonopus piccae***
b.	Láminas lanceoladas a ovado-lanceoladas	3
3a.	Lígula < 0,4 mm de largo	4
b.	Lígula > 0,4 mm de largo	8
4a.	Antecio superior ovoide	5
b.	Antecio superior elipsoide	7
5a.	Espiguillas de 1,8-3,3 mm de largo; anteras de 1,2-1,7 mm de largo; raquis piloso, los tricomas hasta de 2,5 mm de largo; vainas glabras, quebradizas; láminas caducas	6
b.	Espiguillas de 3,5-4,0 mm de largo; anteras de 0,8-1,2 mm de largo; raquis glabrescente; vainas ciliadas; láminas persistentes	***Axonopus comatus***
6a.	Espiguillas ovoides, de 1,8-2,3 mm de largo; anteras de 1,3-1,7 mm de largo; mayor densidad de las espiguillas en el raquis (24-26 espiguiilas por cada 25 mm de raquis)	***Axonopus suffultiformis***
b.	Espiguillas ovadas a elípticas de 2,6-3,3 mm de largo; anteras de 1,2-1,3 mm de largo; menor densidad de las espiguillas en el raquis (8-11 espiguiilas por cada 25 mm de raquis	***Axonopus yutajensis***
7a.	Pedicelos crateriformes; antecio superior hasta 1,4 mm más corto que la espiguilla	***Axonopus schultesii***
b.	Pedicelos acetabuliformes; antecio superior 0,2-0,5 mm más corto que la espiguilla	***Axonopus chimantensis***
8a.	Espiguillas subsésiles; lodículas enteras de 0,5 mm de largo; anteras de 1,8-2,1 mm de largo; filamentos de 0,2-0,4 mm de largo; plantas no robustas; vainas glabras; ápice de las láminas agudo; raquis glabro a glabrescente; racimos 4-14 por panoja	***Axonopus equitans***

b. Espiguilas pediceladas, con los pedicelos de 0,3-2,7 mm de largo; lodículas sublobadas de 0,2-0,4 mm de largo; anteras de 0,8-1,3 mm de largo; filamentos de 0,8-1,0 mm de largo; plantas robustas; vainas híspidas; ápice de las láminas retuso a obtuso; raquis glabrescente a ralamente piloso; racimos 20-100 por panoja ***Axonopus anceps***

9a. Hojas basales 10

b. Hojas distribuidas a lo largo de las cañas 12

10a. Vainas notoriamente auriculadas; lígula de 0,5-1,0 mm de largo; raquis laxamente piloso, los tricomas de < 2 mm de largo ***Axonopus steyermarckii***

b. Vainas no auriculadas; lígula de 0,1-0,3 mm de largo; raquis glabro 11

11a. Inflorescencias largamente exertas; raquis escabriúsculo; espiguillas oblongo-elípticas, con ápice obtuso; gluma superior con todos los nervios prominentes; anteras de 1,5-2,2 mm de largo; estigmas purpúreos; nudos escasamente pubescentes; hojas no fasciculadas; láminas lanceoladas de ápice agudo ***Axonopus casiquiarensis***

b. Inflorescencias incluidas en el follaje; raquis liso; espiguillas largamente elípticas con ápice acuminado y contorte; gluma superior con el nervio medio y los adyacentes a éste tenues; anteras de 0,9-1,0 mm de largo; estigmas dorados a cobrizos; nudos glabros; hojas fasciculadas; láminas lineares a aciculares de ápice acuminado ***Axonopus triglochinoides***

12a. Lígula > 0,6 mm de largo 13

b. Lígula < 0,5 mm de largo 14

13a. Espiguillas de (3,4-) 3,6-4,0 mm de largo; antecio superior (0,9-) 1,2-1,4 mm más corto que la espiguilla; lodículas sublobadas; pedicelos crateriformes ***Axonopus longispicus***

b. Espiguillas de (2,0-) 2,2-2,7 (-3,2) mm de largo; antecio superior 0,1-0,35 mm más corto que la espiguilla; lodículas enteras; pedicelos acetabuliformes ***Axonopus scoparius***

14a. Pedicelos crateriformes o triquetros; antecio superior blando ***Axonopus caulescens***

b.	Pedicelos acetabuliformes; antecio superior coriáceo-crustáceo	15
15a.	Espiguillas < 2 mm de largo; antecio superior de igual longitud que la espiguilla; anteras de 1,4 mm de largo; láminas pseudopecioladas	***Axonopus eminens***
b.	Espiguillas de (2,2-) 2,6-3,0 (-3,5) mm de largo; antecio superior más corto que la espiguilla; anteras de 0,8-1,0 mm de largo; láminas sin pseudopecíolo	16
16a.	Antecio superior 0,25-0,40 mm más corto que la espiguilla; gluma superior 5-nervia, todos los nervios prominentes; lodículas enteras; plantas paucinodes	***Axonopus surinamensis***
b.	Antecio superior 0,7-1,0 mm más corto que la espiguilla; gluma superior 2-5-nervia, el nervio medio ausente o más tenue que los laterales; lodículas sublobadas; plantas plurinodes	***Axonopus leptostachyus***

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* serie *Suffulti* G. A. Black presentes en Venezuela

1a.	Hojas basales conspicuamente equitantes	2
b.	Hojas basales fasciculadas (nunca equitantes) y/o espaciadas a lo largo de las cañas	3
2a.	Espiguillas de 2,2-2,5 mm de largo; gluma superior 4-5-nervia	***Axonopus magallanesiae***
b.	Espiguillas de 1,2-2,0 mm de largo; gluma superior 2-3-nervia	***Axonopus flabelliformis***
3a.	Espiguillas de 2,6-2,8 mm de largo	***Axonopus gracilis***
b.	Espiguillas de 1,6-2,0 mm de largo	4
4a.	Plantas estoloníferas; raquis de los racimos de 0,4-0,7 mm de ancho, glabro o escabriúsculo; pedicelos glabros	***Axonopus cuatrecasasii***
b.	Plantas rizomatosas; raquis de los racimos de 0,3-0,5 mm de ancho, hispídulo o escabriúsculo; pedicelos hispídulos	***Axonopus pennellii***

Clave para diferenciar las especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Cabrera* (Lag.) Chase presentes en Venezuela

1a. Raquis de 0,4-0,6 mm de ancho, fértil en toda su extensión; espiguillas no hundidas dentro del raquis; pedicelos acetabuliformes; cariopsis obovada a elíptica; lígula < 0,3 mm de largo ***Axonopus aureus***

b. Raquis de 1,0-1,5 mm de ancho, con la porción distal estéril (sin espiguillas); espiguillas hundidas en cavidades cupuliformes dentro del raquis; pedicelos crateriformes; cariopsis ovada; lígula > 0,4 mm de largo ***Axonopus chrysoblepharis***

Especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* ser. *Axonopus*

***Axonopus centralis* Chase**, J. Wash. Acad. Sci. 17: 143. 1927. Tipo: Panamá. Canal Zone, Culebra to Pedro Miguel, among grass, open grassland, along railway, 28 ago 1911, *A. S. Hitchcock 7928* (holotipo US!, isotipo MO!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus columbiensis Henrard, Blumea 5 (1): 278-279. 1942. Tipo: Colombia: Magdalena: Santa Marta, near Bonda, 150 ft., 22 sep 1898-1901, *H. H. Smith 183* (holotipo L, isotipos MO!, NY, US!, fotografías de dos isotipos en COL!).

Axonopus rivularis G. A. Black, Mem. New York Bot. Gard. 9 (3): 250. 1957. Tipo: Venezuela. Amazonas: Río Orinoco, Río Cuao, Danta Falls, Danto Paso, wet banks along rocks, alt. 460 ft., 20 nov 1948, *B. Maguire & L. Politi 27349* (holotipo US!, isotipo probablemente en NY, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Henrard (1942, como *Axonopus columbiensis*), Swallen (1955), Maguire & Wurdack (1957, como *Axonopus rivularis*), Black (1963), Luces de Febres (1963), Pohl (1980), Anton (1982), Pohl & Davidse (1994), Sousa da Rocha & Secco (2004).

Distribución y hábitat. *Axonopus centralis* se distribuye en Brasil (Amazonia), Colombia, Costa Rica, Ecuador, El Salvador, Guatemala, Honduras, México, Nicaragua, Panamá y Venezuela. Aunque ampliamente distribuida, ésta es una especie poco frecuente dada la escasez de las colecciones. Esta especie crece en pastizales, matorrales y terrenos modificados, preferentemente húmedos y sombríos. 0-500 msnm.

Observaciones. Esta especie es claramente reconocible por sus espiguillas largamente lanceoladas de 2,8-4,0 mm de largo, por su gluma superior lingüiforme y por tener el antecio superior notoriamente más corto que la espiguilla (0,7-1,5 mm más corto). Esta especie se confunde frecuentemente con *A. compressus*; no obstante, en *A. compressus* las plantas son estoloníferas (sin estolones en *A. centralis*), las espiguillas son elipsoides a ovoides en *A.*

compressus (largamente lanceoladas en *A. centralis*) y además, el antecio superior en *A. compressus* es elipsoide a ovoide y 0,1-0,6 mm más corto que la espiguilla (0,7-1,5 mm más corto que la espiguilla en *A. centralis*).

En varios de los ejemplares examinados de otros países, se encontró anteras abortivas, lo que indicaría que esta especie es cleistógama. La cleistogamia se infiere de acuerdo con los planteamientos de Zuloaga *et al.* (1987) y Morrone *et al.* (1996), esto es: las flores cleistógamas se detectaron por presentar, en espiguillas maduras de panojas exertas, los estambres y los estigmas encerrados dentro del antecio superior y sobre la porción apical de la cariopsis. Las espiguillas cleistógamas de *A. centralis*, por estar ubicadas en panojas exertas (espiguillas expuestas), corresponden al tipo "IV" propuesto por Campbell *et al.* (1983).

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Bolívar**: Distrito Piar, río Aparamán near Yuray-merú rapids, 500 m, 21 abr 1986, *R. Liesner & B. Holst 20149* (MO, SI). Distrito Piar, río Acanán austream from Puerto Guarán at Guadequen to Cascadas of Ibana-merú, 470 m, 18 may 1986, *J. Steyermark et al. 131919* (MO, SI). **Falcón**: 3 km al S de Mene Mauroa, 25 abr 1978, *R. Wingfield 6023* (MO). **Guárico**: Los Robles, cerca de El Sombrero, en sabanas húmedas, 14 jul 1946, *A. Burkart 17191* (SI).

***Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv.**, Ess. Agrostogr.: 12. 1812. *Milium compressum* Sw., Prodr. [Swartz] 24. 1788. *Paspalum compressum* (Sw.) Raspail, Ann. Sci. Nat. (París) 5: 301. 1825, nom. illeg. hm. *Paspalum compressum* (Sw.) Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 23. 1829, isonym. Tipo: Jamaica. India occidentalis, sin localidad, sin fecha, *Shakespear s. n.* (holotipo S, isotipo BM).

Paspalum platycaulon Poir., Encycl. 5: 34. 1804. *Anastrophus platycaulis* (Poir.) Nash ex Small, Fl. S.E. U.S. 79. 1903. Tipo: Puerto Rico. Sin localidad, sin fecha, *Ledru s. n.* (holotipo P, isotipos US!).

Paspalum macropodium Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 19. 1853. *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. var. *macropodius* (Steud.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 82. 1963. Tipo: Ecuador. Guayas: banks of Guayaquil River, sin fecha, *W. Jameson 556* (holotipo P, isotipos K, SI, US!).

Anastrophus compressus Schltr. ex Döll, Fl. Bras. 2 (2): 102. 1877, nom. inval., como sinónimo de *Paspalum platycaulon* Poir.

Paspalum paschale Stapf, Bull. Misc. Inform. Kew 1913: 117. 1913. *Axonopus paschalis* (Stapf) Pilg., Nat. Hist. Juan Fernández 2: 63. 1922. Tipo: Chile. Easter Island: Common in hill of middle Island, abr 1911, *F. Fuentes 25* (holotipo K, isotipo US!).

Axonopus arsenei Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 459. 1933. Tipo: México. Michoacán: Loma Santa María, vicinity of Morelia, 2050 m, 17 sep 1910, *G. Arsène 6952* (holotipo US!).

Axonopus multipes Swallen, J. Wash. Acad. Sci. 23 (10): 459. 1933. Tipo: México. Veracruz: Veracruz, sandy prairie, sea level, 31 ago 1910, *A. S. Hitchcock 6578* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv. var. *jesuiticus* Araújo, Bol. Secr. Est. Negoc. Agr. Ind. E Com. (Pôrto Alegre, Brasil) 100: 36. 1943. *Axonopus jesuiticus* (Araújo) Valls, Fl. Fanerogam. Estado São Paulo 1: 136. 2001. Tipo: Argentina. Misiones: *sin recolector* (holotipo sin localizar, según Salariato 2012).

Axonopus rosengurttii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 64. 1963. Tipo: Uruguay. Paysandú: Isla Queguay en el río Uruguay, de matas cultivadas en Monzón-Heber (Soriano), ene 1944, *B. Rosengurtt B-3818 ½* (holotipo US!, isotipos COL!, SI!).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv. var. *australis* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 81. 1963. Tipo: Argentina. Misiones: Posadas, in ruderatis prope "La Granja" frequens, 11 nov 1907, *E. L. Ekman 599* (holotipo US!, isotipo SI, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Flüggé (1810, como *Milium compressum* y *Paspalum platycaulon*), Trinius (1826, 1828, como *Paspalum platycaule*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum compressum*), Döll (1877, como *Paspalum platycaulon*), Chase (1911), Luces (1942), Hitchcock (1950), Swallen (1955), Dedecca (1956), Crowder (1960), Black (1963), Luces de Febres (1963), Rosengurtt *et al.* (1970), Gould (1979), Häfliger & Scholz (1980), Pohl (1980), Anton (1982), Judziewicz (1990), Tovar (1993), Pohl & Davidse (1994), Zuloaga *et al.* (1994), Renvoize (1984a, 1998), Valls *et al.* (2001), Catasús Guerra (2002), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Salariato & Morrone (2006), Giraldo-Cañas (2008a), Salariato *et al.* (2011), Salariato (2012).

Distribución y hábitat. Esta especie es quizás la que presenta la más amplia área de distribución, tanto latitudinal como altitudinal, la cual comprende desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe. Dado que recientemente Giraldo-Cañas (2008a) propuso reducir *A. paschalis* a la sinonimia de *A. compressus*, el área de la distribución geográfica de esta última debe extenderse a la Isla de Pascua (Chile). Asimismo, *A. compressus* ha sido introducida en el trópico y subtrópicos del Viejo Mundo (África, Asia y Oceanía) (Giraldo-Cañas 2008a), mientras que otros autores consideran a esta especie como cosmopolita (Zuloaga *et al.* 1994). *Axonopus compressus* crece en suelos húmedos, en sabanas, en arenas blancas, campos de pastoreo, claros de bosque, bordes de camino y terrenos de cultivo. 0-3000 msnm.

Observaciones. Especie sumamente variable debido principalmente a su amplia distribución geográfica, tanto latitudinal como altitudinal, y a su naturaleza poliploide, lo que se traduce en una morfología muy amplia (Giraldo-Cañas 2008b). Es por esto que *A. compressus* posee numerosos sinónimos (36 en total, véanse Zuloaga *et al.* 2003 y Giraldo-Cañas 2008a), pues frecuentemente se han propuesto binomios con base en esta variación morfológica, los cuales corresponden a poblaciones con extremos morfológicos de la misma entidad biológica.

Cabe destacar que *A. compressus* es afín

Cuadro 2. Características de las subdivisiones infragenéricas de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae: Panicoideae: Paspaleae).

Características	**Sección *Axonopus* Serie *Axonopus***	**Sección *Axonopus* Serie *Barbigeri***	**Sección *Axonopus* Serie *Capillares***	**Sección *Axonopus* Serie *Fastigiati***	**Sección *Axonopus* Serie *Suffulti***	**Sección *Cabrera***	**Sección *Lappagopsis***	**Sección *Senescentia***
Hábito	Perenne	Perenne	Anual	Perenne	Perenne	Perenne o anual	Perenne	Perenne
Filotaxis	Caulinar	Caulinar, equitante, basal	Caulinar	Caulinar	Caulinar, equitante	Caulinar	Caulinar, basal	Caulinar
Panoja	Simple	Simple, raras veces compuesta (algunos racimos con ramificación de segundo orden)	Simple	Simple	Simple, raras veces compuesta (algunos racimos con ramificación de segundo orden)	Simple	Simple	Simple
Raquis con tricomas de base tuberculada (y color de los tricomas)	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes (dorados)	Presentes (blanco-hialinos)	Presentes (blanco-hialinos)
Espiguilla	Subsésil	Subsésil a pedicelada	Subsésil	Subsésil	Subsésil	Subsésil	Subsésil	Subsésil
Espiguilla con tricomas de base tuberculada	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes	Presentes	Ausentes

Nervios de la gluma superior y la lema inferior	Notorios	Notorios a muy fuertes	Notorios	Notorios (los laterales escabriúsculos a fuertemente escabrosos)	Notorios a débiles	Débiles	Notorios	Notorios
Color del antecio superior	Pajizo	Pajizo	Pajizo a castaño muy claro	Pajizo o castaño	Castaño a castaño oscuro	Castaño a castaño oscuro	Castaño a castaño oscuro o negruzco	Pajizo
Ornamento del antecio superior	Ornamentado	Ornamentado a muy ornamentado	Poco ornamentado	Ornamentado	Poco ornamentado	Poco ornamentado	Ornamentado a muy ornamentado	Ornamentado
Número total de especies *	*Ca.* 17	25	3	2	15	2	3	1
Número de especies en Venezuela	4	17	1	0	5	2	0	0
Nivel de ploidía	2x,4x,6x, 8x,10x	2x, 6x, 8x	2x, 4x	Sin registros	2x, 4x	2x	Sin registros	Sin registros
Distribución geográfica	EE.UU. a Argentina y Uruguay e Isla de Pascua (Chile) (algunas especies introducidas en el Viejo Mundo)	Sudamérica (al este de los Andes)	México, Meso y Sudamérica	Bolivia y Brasil	Meso y Sudamérica	Meso y Sudamérica	Bolivia, Paraguay y sur de Brasil	Norte de Sudamérica

*Recientemente, López & Morrone (2012) transfirieron tres especies de dos géneros endémicos brasileños (*Centrochloa* Swallen y *Ophiochloa* Filg., Davidse & Zuloaga) al género *Axonopus*. No obstante, dichos autores no ubicaron las tres especies en ninguna de las secciones establecidas para el género. Éstas son *Axonopus bryoides* (G. H. Rua, R. C. Oliveira & Valls) A. López & O. Morrone, *Axonopus hydrolithicus* (Filg., Davidse & Zuloaga) A. López & O. Morrone y *Axonopus singularis* (Swallen) A. López & O. Morrone; dichas especies y sus características no están incluidas en esta tabla.

y frecuentemente confundida con *A. fissifolius*, de la que se distingue por el ancho de las láminas, el tamaño de las espiguillas, los pedicelos y el largo relativo entre el antecio superior y la espiguilla. Esta especie es ampliamente cultivada por sus cualidades como forrajera y formadora de césped. Véanse las observaciones dadas para *A. centralis*.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Apure**: Sabanas del hato El Frío, entre El Samán y Mantecal, 100 m, 6 ago 1989, *F. Zuloaga et al. 4344* (SI, VEN). **Aragua**: Alto de Choroní, *ca.* 28 km N of Maracay, clouf forest, 1500 m, 14 nov 1971, *G. Davidse 3090* (COL, MO). **Barinas**: Hato La Candelaria, *ca.* 30 km al sur de la Ciudad de Barinas, may 1977, *M. Ataroff s. n.* (COL, MO). **Lara**: Quebrada Seca, al sur de Barquisimeto, en selva inundable, 6 jul 1946, *A. Burkart 17161* (SI, dos pliegos). **Mérida**: Mérida, 26 oct 1943, *Z. Luces 149* (COL, VEN). **Zulia**: Cerro Sasa, al O de la Misión de Los Ángeles de Tokuku, al SO de Machiques, 375-700 m, 30 ago 1967, *J. Steyermark 99890* (COL, VEN).

***Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhlm.**, Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. *Paspalum fissifolium* Raddi, Agrostogr. Bras. 26. 1823. *Axonopus fissifolius* (Raddi) Chase, J. Wash. Acad. Sci. 13 (9): 172. 1923, nom. illeg. superfl. Tipo: Brasil. Rio de Janeiro: Guanabara, sin fecha, *G. Raddi s. n.* (holotipo PI, isotipos BM, FI, US!).

Paspalum compressum (Sw.) P. Beauv. var. *arenarium* Bertoni, Anales Ci. Parag. 2: 153. 1918. Tipo: Paraguay-Argentina. Sin localidad, 19 oct 1908, *M. Bertoni 4866* (holotipo W, isotipo US!).

Axonopus stragalus Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 472. 1922. Tipo: Guyana. Mazaruni-Potaro: vicinity of Penal Settlement, on west side of Essequibo River, near mouth of Mazaruni River, open sandy moist soil along road through forest, growing with *Axonopus compressus*, 3 dic 1919, *A. S. Hitchcock 17065* (holotipo US!, isotipos MO!, US!, fotografías del holotipo y de un isotipo en COL!).

Axonopus ater Chase, J. Wash. Acad. Sci. 17: 143. 1927. Tipo: Panamá. Canal Zone: Gatun, moist clay, on side of cut, no runners, 2 sep 1911, *A. S. Hitchcock 7976* (holotipo US!).

Axonopus affinis Chase, J. Wash. Acad. Sci. 28: 180. 1938. Tipo: Estados Unidos de América. Mississipi: Waynesboro, in low moist ground, 2 oct 1896, *T. H. Kearney Jr. 175* (holotipo US!, isotipos MO!, US!).

Axonopus hirsutus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 55. 1963. Tipo: Bolivia. Santa Cruz: Portachuelo, sin fecha, *J. Steinbach in Hb. Osten 14598 (error en la ficha respectiva por 14958)* (holotipo US!, isotipos IAN, R).

Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhlm. var. *coronatus* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 58. 1963. Tipo: Brasil. Minas Gerais: Diamantina, Serra de San Antonio, wet sandy spot, open campo, 1200-1300 m, 27-30 dic 1929, *A. Chase 10406* (holotipo US!, isotipo MO!, SI, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Raddi (1823, como *Paspalum fissifolium*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum*

fissifolium), Döll (1877, como *Paspalum fissifolium*), Hitchcock (1950, como *Axonopus affinis*), Swallen (1955, como *Axonopus affinis*), Dedecca (1956), Black (1963), Luces de Febres (1963, como *Axonopus affinis*), Rosengurtt *et al.* (1970, como *Axonopus affinis*), Gould (1979, como *Axonopus affinis*), Häfliger & Scholz (1980, como *Axonopus affinis*), Pohl (1980, como *Axonopus affinis*), Anton (1982), Renvoize (1984a, 1998), Judziewicz (1990), Do Carmo Bastos (1991), Gould & Shaw (1992, como *Axonopus affinis*), Pohl & Davidse (1994), Zuloaga *et al.* (1994), Renvoize (1998), Valls *et al.* (2001), Catasús Guerra (2002), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Salariato & Morrone (2006), Giraldo-Cañas (2008a), Salariato *et al.* (2011), Salariato (2012).

Distribución y hábitat. *Axonopus fissifolius* se distribuye desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe. Esta especie ha sido introducida en varias regiones tropicales de Asia y Oceanía (Dr. J. F. Veldkamp, Nationaal Herbarium Nederland, com. pers., marzo de 2003), así como en Europa (España y Portugal) (Giraldo-Cañas 2008a, Romero Buján 2008). *Axonopus fissifolius* crece en campos inundables o en sabanas secas o húmedas, barrancos arenosos, grietas de afloramientosos rocosos, bordes de camino, claros de bosque y potreros. 0-2200 msnm.

Observaciones. La separación entre *A. hirsutus* y *A. fissifolius* se basaba en características vegetativas, principalmente referidas a la pilosidad de las vainas y las láminas foliares, un carácter que tiene una enorme variación, no sólo en las especies de *Axonopus*, sino también en un amplio número de gramíneas. Es por esto que se coincide con lo propuesto por Davidse (2004), quien subordinó a *A. hirsutus* como un sinónimo más de *A. fissifolius*.

Axonopus fissifolius, junto con *A. compressus*, *A. purpusii* y *A. scoparius*, constituyen el grupo de mayor importancia económica del género dadas sus cualidades como plantas forrajeras. Por otra parte, merece destacarse que la información existente indica que *A. fissifolius*, al igual que *A. compressus* y *A. purpusii*, constituyen tres complejos poliploides (Giraldo-Cañas 2008b). Así, la gran variabilidad morfológica que exhiben estas tres especies podría ser atribuible, en parte, a la poliploidía que presentan. Del mismo modo, el hecho de encontrar altos niveles de ploidía en estas tres especies, estaría indicando que se trata de especies paleopoliploides (Wulff 1990, Levin 2001, Giraldo-Cañas 2008b). Véanse además las observaciones dadas para *A. compressus*.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Departamento Río Negro, sabana colinosa en el sector central de una altiplanicie en la serranía del Vinilla, aprox. 20 km al SW de Mavaca, 420 m, 13 jun 1981, *O. Huber 6206, 6209* (SI, VEN). Departamento Río Negro, along Río Mawarinuma, 1 to 3 km W of Cerro de La Neblina, 140 m, 6 feb 1984, *R. Liesner 15697* (MO). Pueblo Viejo, zona abierta entre la margen del río Pacimoni y el bosque, 100 m, 8 abr 1970, *J. Steyermark & G. Bunting 102494* (COL, VEN). **Guárico**: Sabanas de la Estación Biológica de Los Llanos, a unos 10 km al SE de Calabozo,

200 m, 7 ago 1989, *F. Zuloaga et al. 4357* (SI, VEN). **Trujillo**: Llanos de Monay, 17 abr 1946, *A. Burkart 16642* (SI).

***Axonopus purpusii* (Mez) Chase**, J. Wash. Acad. Sci. 17: 144. 1927. *Paspalum purpusii* Mez, Bot. Jahrb. Syst. 56 (Beibl. 125): 10. 1921. Tipo: México. Veracruz: Zacuapán, may 1907, *C. A. Purpus 2450* (holotipo B, isotipos F, MO!, US!, SI).
Paspalum platycaulon Poir. var. *parviflorum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 102. 1877. Tipo: Guayana Francesa. Cayenne, sin fecha, *C. de Jelski s. n.* (holotipo W, isotipo US!).
Paspalum flexile Mez, Bot. Jahrb. Syst. 56 (Beibl. 125): 9. 1921. *Axonopus flexilis* (Mez) Henrard, Blumea 4 (3): 510. 1941. Tipo: Brasil. Acre: Serra do Mal, Surumú, Rio Branco, sep 1909, *E. Ule 8020* (holotipo B, isotipos BAA, IAN, MP, US!).
Axonopus anomalus Swallen, Contr. U.S. Natl. Herb. 29 (6): 268. 1948. Tipo: Venezuela. Yaracuy: Savanna east of Urachiche, 455 m, 29 may 1944, *J. A. Steyermark 56846* (holotipo US!).
Axonopus purpusii (Mez) Chase var. *glabrescens* Valls ex Longhi-Wagner, Iheringia, Bot. 38: 28. 1988, nom. nud.
Descripción e iconografía. Mez (1921, como *Paspalum purpusii*), Swallen (1955), Dedecca (1956), Black (1963), Pohl (1980), Anton (1982), Judziewicz (1990), Pohl & Davidse (1994), Zuloaga *et al.* (1994), Renvoize (1998), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Salariato & Morrone (2006), Morales *et al.* (2007), Salariato *et al.* (2011).
Distribución y hábitat. *Axonopus purpusii* se distribuye desde México hasta Bolivia y Paraguay. Esta especie crece en sabanas, pastizales y en áreas con vegetación abierta y secundaria. 0-1000 msnm.
Observaciones. *Axonopus purpusii* presenta la inserción espiguilla-pedicelo oblicua. Esta característica peculiar (única en el género), sumada a la pilosidad híspida de sus espiguillas, la distinguen claramente de las demás especies de *Axonopus*. Véanse las observaciones dadas para *A. fissifolius*. Cabe destacar que Nicora & Rúgolo de Agrasar (1998) consideraron a *Paspalum flexile* como un sinónimo de *A. fissifolius*, pero realmente el material tipo de este binomio se ajusta perfectamente a *A. purpusii*.
Material adicional examinado. VENEZUELA: **Guárico**: Sabana en Los Robles, antes de El Sombrero, 14 jul 1946, *A. Burkart 17175* (SI, dos pliegos). **Portuguesa**: Acarigua, 5 jul 1946, *A. Burkart 17119* (SI).

Especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* ser. *Barbigeri* G. A. Black
***Axonopus anceps* (Mez) Hitchc.**, Man Grasses W. Ind., U. S. Dept. Agr. Misc. Publ. No. 243: 190. 1936. *Paspalum anceps* Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 61. 1917. Tipo: Brasil. Amazonas: prope Barra ad Rio Negro, ene 1851, *R. Spruce 1259* (*Paspalum* 28) (holotipo K, isotipos B, BM, M, NY!, P, US!).
Paspalum scoparium Flüggé var. *parviflorum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 107. 1877. Tipo: Brasil. Amazonas: Manaus, *R. Spruce 1259* (holotipo K).
Axonopus pruinosus Henrard, Blumea 5 (3): 527. 1945. Tipo: Brasil. Amazonas: auf

Bergen bei Quarai am oberen Muiam, Rio Branco, Surumu, feb 1910, *E. Ule 8022* (holotipo L, isotipos IAN, K, MG, US!, fotografías del holotipo y dos isotipos en COL!).

Axonopus caracarahyensis G. A. Black & Fróes, Bol. Técn. Inst. Agron. N. 20: 34. 1950. Tipo: Brasil. Roraima: Território do Rio Branco, campos gerais da região de Caracarahy, 6 feb 1948, *R. L. Fróes 23615* (holotipo IAN, isotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus erectus Swallen, Fieldiana, Bot. 28 (1): 19. 1951. Tipo: Venezuela. Bolívar: Gran Sabana, between Mission of Santa Teresita de Kavanayén northwest to Río Karuai, on large mesa, 1220 m, 26 oct 1944, *J. A. Steyermark 59400* (holotipo US!, isotipos COL!, F, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus aturensis Luces, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 23. 1953. Tipo: Venezuela. Amazonas: en la sabana en sitios guijos de Atures, 26 jun 1942, *L. Williams 15928* (holotipo VEN, isotipos US!).

Descripción e iconografía. Mez (1917a, como *Paspalum anceps*), Henrard (1945, como *Axonopus pruinosus*), Steyermark (1951, como *Axonopus erectus*), Luces (1953, como *Axonopus aturensis*), Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004, como *Axonopus pruinosus*), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus anceps* se distribuye en Brasil, Colombia, Guyana, Trinidad y Tobago y Venezuela. Esta especie crece en diferentes tipos de sabana, tanto secas como húmedas y arboladas y no arboladas, de la Orinoquia y el norte de la Amazonia brasileña, y en praderas, lajas y afloramientos rocosos del Escudo Guayanés. También se le encuentra en los límites con los bosques de galería y en otras formaciones arbóreas secundarias. Es una especie frecuente aunque no dominante. 0-1200 msnm.

Observaciones. Las cañas ocasionalmente muestran alternancia de macroblastos y braquiblastos, de las que nacen a partir de los nudos de estos últimos, hojas de vainas equitantes y flabeladas, con algunas raíces desarrolladas en la base del respectivo nudo. Raramente se pueden encontrar algunas espiguillas geminadas o algunas espiguillas con dos antecios fértiles, ambos con flores perfectas, lo que corresponde con el caso de espiguillas trifloras, un evento muy raro en Panicoideae (Giraldo-Cañas 2004, 2008b).

Por su hábito robusto, sus hojas basales y equitantes y con frecuencia pruinosas, *A. anceps* podría ser confundida con *A. conduplicatus* G. A. Black de Brasil. No obstante, ambas especies se pueden diferenciar claramente por el indumento de las vainas (híspido en *A. anceps* vs. nunca híspido en *A. conduplicatus*), por la forma de las láminas foliares (lanceoladas en *A. anceps* vs. oblongo-lineales en *A. conduplicatus*), por el número de racimos de la panoja (20-100 en *A. anceps* vs. 6-15, raramente hasta 20 en *A. conduplicatus*), por la longitud de las espiguillas (regularmente 1,9-2,6 mm en *A. anceps* vs. 2,8-3,4 mm en *A. conduplicatus*), por la pilosidad distal del antecio superior (densamente piloso en *A. anceps* (penacho distal) vs. laxa y cortamente piloso en

A. conduplicatus) y por la forma de las lodículas (generalemente sublobadas en *A. anceps* vs. enteras en *A. conduplicatus*). Véanse las observaciones dadas para *A. suffultiformis*.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Dpto. Atabapo, *ca.* 5 km N of the mouth of Caño Caname along the eastern bank of the Río Atabapo, *ca.* 95 m, 4 mayo 1979, *G. Davidse et al. 17162* (MO). Dpto. Atures, 72 km N of Puerto Ayacucho along the road to El Burro, 90 m, 21 abr 1978, *G. Davidse & O. Huber 15456* (MO). Dpto. Atures, 3-6 km N of Samariapo; gallery forest along small caño, 85 m, 25 abr 1979, *G. Davidse et al. 16746* (COL, INPA, MO). Santa Bárbara Savanna, junction of Rios Ventuari and Orinoco, 21 feb 1951, *B. Maguire et al. 32000* (NY). Alto río Orinoco; frequente in Esmeralda savanna, 150 m, 23 mar 1953, *B. Maguire & J. Wurdack 34672* (NY). Cumbre del cerro Autana; sabana y afloramientos expuestos, 1230-1240 m, 20-22 sep 1971, *J. Steyermark 105133* (COL, MO, VEN). **Anzoátegui**: Las Piedritas, al E de Pariaguán, en quebradas, 15 jul 1946, *A. Burkart 17287* (SI, dos exsicados). El Tigre, morichales, 18 jul 1946, *A. Burkart 17329* (SI, dos exsicados). Río Mapire, afluente norte del río Orinoco Medio, 22 sep 1987, *J. Rosales & J. Valles 147* (VEN). **Apure**: Distrito Pedro Camejo, Caño (or morichal) El Cabaño, 16 airline km NW of Mata de Guanábana, between the Río Meta and the Río Cinaruco, 75 m, 27 feb 1979, *G. Davidse & A. González 15880* (MO). **Bolívar**: La Gran Sabana, km 275 S of El Dorado along road to Santa Elena, 36 km N of Santa Elena, 900 m, 5 dic 1973, *G. Davidse et al. 4917* (MO, VEN). Distrito Piar, lower section of Río Ambutuir, along trail to Uriman, *ca.* 500 m, 1 dic 1982, *G. Davidse & O. Huber 23072* (MO). Distrito Roscio, sabanas sobre cerros ondulados a aprox. 3 km al NW de San Ignacio de Yuruaní (sector centro-oriental de la Gran Sabana), 900 m, 20 jun 1983, *O. Huber & C. Alarcón 7489* (MO). Uaipán-tepui, plateau at SE foot of the peaks of Uaipán, along the upstream of Río Hacha, above Salto Hacha, 1200 m, 2 mar 1967, *T. Koyama & G. Agostini 7398* (MO, NY). Alto Caroní, alrededores de Santa Elena de Uairen, en sabanas abiertas, 19 abr 1946, *T. Lasser 1334* (NY). Ilu-Tepui, Gran Sabana, common in savanna at Kavanayen, 1200 m, 30 mar 1952, *B. Maguire 33667* (NY). Mun. autónomo Piar, El Frío, final vía principal de explotación, 7°15' N - 62°40' O, 300 m, 28 may 1989, *J. Rosales et al. 290* (SI). **Falcón**: Distrito Mauroa, Las Mesas, 2 km SS de El Caracolí, 21 km SSE de Mene de Mauroa, 270-300 m, 9 sep 1984, *R. Wingfield 13143* (MO). **Guárico**: A 37 km al sur de SanTa Rita, carretera Las Mercedes-Cabruta, 40 m, 10 jul 1995, *R. Ortíz & M. Ramia 2650* (MO, VEN), 14 ago 1995, *R. Ortíz & M. Ramia 2776* (MO, VEN). Estación experimental La Iguana, 60 km al S de Santa María de Ipire, 100 m, may 1993, *R. Riina & J. Aguiar 106-A* (VEN). **Monagas**: Sabanas alrededor de Jusepin, 29 jun 1962, *J. Blydenstein 440* (VEN). 54 km SE of Maturín along highway 10 (27 km NW of Río Morichal Largo by road), 60 m, 1 dic 1973, *G. Davidse et al. 4598-A* (COL, MO). Sabanas de Cachipo, 12 mar 1948, *F. Tamayo 3569* (MO, SI). **Sucre**: Dpto. Sucre, parque nacional Mochima,

carretera cerca del pueblo de Mochima, 500 m, 8 sep 1982, *B. Garófalo et al. 997* (VEN). Parque Nacional Mochima, Buena Vista, 16 ago 1983, *R. Montes 1585-A* (MO, VEN). Sabanas en las lomas al oeste de la quebrada La Laguna al sur de Barranquín, oeste de Tataracual, 45-60 m, 15 sep 1973, *J. Steyermark et al. 108519* (MO). Entre Barcelona y Cumana, carretera secundaria a 8 km al S de Santa Fe, 300 m, 9 ago 1989, *F. Zuloaga et al. 4369* (MO, SI, VEN).

Axonopus casiquiarensis **Davidse**, Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 419. 1987. Tipo: Venezuela. Amazonas: Dpto. Atabapo, Cucurital de Caname, S bank of the middle part of Caño Caname, *ca.* 100 m, *G. Davidse et al. 16907-A* (holotipo MO!, isotipos K, US!, VEN!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Davidse (1987, 2004), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus casiquiarensis* es endémica del Escudo Guayanés de Colombia y Venezuela. Crece en sabanas húmedas, arboladas y no arboladas, en sustratos de arenas blancas, afloramientos rocosos y en bancos de arena ribereños. 80-1100 msnm.

Observaciones. Esta especie es afín a *A. comans* (Trin. ex Döll) Kuhlm. de Brasil y Paraguay. De ésta se distingue claramente por la formación de estolones, por sus vainas no aquilladas, por sus láminas planas a convolutas y de ápice agudo y por el menor tamaño de sus espiguillas (2,4-3,2 mm de largo, raramente hasta 3,5 mm en *A. casiquiarensis* vs. 3,6-5,0 mm en *A. comans*).

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Dpto. Atabapo, *ca.* 20 km S of San Fernando de Atabapo on the eastern bank of the Río Atabapo; inundated caatinga on white sand on river bank; *ca.* 95 m, 29 abr 1979, *G. Davidse et al. 16856* (MO). Dpto. Atabapo, white sand savannas on the northern bank of Caño Caname, nearly opposite Cucurital de Caname; *ca.* 95 m, 2 may 1979, *G. Davidse et al. 17049* (MO, SI). Dpto. Atabapo, Caño Caname, *ca.* 3 km W of Macaval, *ca.* 95 m, 2 may 1979, *G. Davidse et al. 17084* (MO). Dpto. Atabapo, upper portion of Caño Caname, *ca.* 100 m, 3 may 1979, *G. Davidse et al. 17126* (MO, dos ejemplares). Dpto. Atabapo, area between the western base of Cerro Yapacana and the headwaters of Caño Cotúa, *ca.* 100 m, 6 may 1979, *G. Davidse et al. 17229* (MO). Dpto. Atabapo, lower part of Caño Yagua, Chipital, *ca.* 120 m, 7 may 1979, *G. Davidse et al. 17314* (MO). Dpto. Atabapo, Caño Yagua at Cucurital de Yagua, *ca.* 120 m, 8 may 1979, *G. Davidse et al. 17421* (MO). Dpto. Atabapo, cabecera del caño Cotúa hasta el pie occidental del cerro Yapacana; sabana arenosa sobre terrenos planos parcialmente inundados; *ca.* 100 m, 14-28 feb 1978, *O. Huber 1679* (SI, VEN). Dpto. Atabapo, Caño Caname, afluente derecho del medio río Atabapo, sabanas de Cucurital, aprox. 20 km al E de la boca, *ca.* 100 m, 30 abr 1979, *O. Huber et al. 3651* (MO, VEN). Dpto. Atabapo, a unos 5 km al S de la laguna Yagua, *ca.* 100 m, 22 jul 1980, *O. Huber & S. Tillett 5476* (MO, VEN). Dpto. Casiquiare, pequeña sabana al O del medio río Temi, aprox. a unos 5 km del río, 100 m, 24 feb 1979, *O.*

Huber 3410 (MO, VEN). Dpto. Río Negro, lower part of the Río Baria; herbaceous vegetation around laja, 80 m, 22-23 jul 1984, *G. Davidse 27688* (MO). Dpto. Río Negro, pequeña sabana del río Pasimoni, a unos 3 km al E del río, 125 m, 9 feb 1981, *O. Huber & E. Medina 5888* (MO, VEN). **Bolívar**: Gran Sabana, *ca.* 10 km SW of Karaurin Tepui at junction of Río Karaurin and Río Asadón (Río Sampa), 900-1000 m, 25 abr 1988, *R. Liesner 23829* (COL). A 35 km al S del desvío a Kavanayen, Gran Sabana, 1100 m, 13 ago 1989, *F. Zuloaga et al. 4430* (MO, SI, VEN).

***Axonopus caulescens* (Mez) Henrard**, Blumea 4 (3): 510. 1941. *Paspalum caulescens* Mez, Bot. Jahrb. 56 (Beibl. 125): 10. 1921. Tipo: Guyana. Mazaruni-Potaro: Am Ufer eines Baches beim Dorfe Roraima, 1200 m, dic 1903, *E. Ule 8533* (holotipo B, isotipos IAN, K, L, MG, U, US!).

Descripción e iconografía. Mez (1921, como *Paspalum caulescens*), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Giraldo-Cañas (2008b), Salariato *et al.* (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus caulescens* se distribuye en el Escudo Guayanés (Guyanas, Brasil y Venezuela) y recientemente fue citada para Bolivia (Salariato *et al.* 2011). Esta especie es común en afloramientos rocosos, en sabanas y praderas de suelos arenoso-pedregosos, en arbustales y en menor medida en turberas. *Axonopus caulescens* forma densas colonias cerca de caídas de agua y bancos de arena en las riberas de los ríos y pequeñas colonias en grietas de rocas. En ocasiones, *A. caulescens*, junto con *Panicum chnoodes* Trin. (Poaceae) y *Stegolepis guianensis* Klotzsch ex Kornicke (Rapateaceae), dominan la vegetación herbácea de las cimas de algunos tepuyes. 500-2400 msnm.

Observaciones. *Axonopus caulescens* es fácilmente reconocible por su aspecto delicado y por sus hojas caulinares notoriamente dísticas. Por otra parte, es la única especie de *Axonopus* serie *Barbigeri* que presenta antecio superior blando. Por su hábito ramificado, *A. caulescens* se asemeja a *A. ramosus* Swallen (*Axonopus* serie *Suffulti*, una especie de Surinam, Guayana Francesa y norte de Brasil), de la que se diferencia, principalmente, por la coloración de su antecio superior (pajizo en *A. caulescens* vs. castaño oscuro en *A. ramosus*), por el mayor tamaño de sus espiguillas (2,4-2,8 mm de largo en *A. caulescens* vs. 1,2-1,6 mm en *A. ramosus*) y por los nervios de la gluma superior (5 y fuertes en *A. caulescens* vs. 2-4 y débiles en *A. ramosus*). *Axonopus caulescens* exhibe una pequeña variación en sus caracteres morfológicos, a pesar de presentar un amplio espectro altitudinal.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Bolívar**: Distrito Piar, Auyan-tepui, summit, in south central region, headwaters of Río Churun, 1700-1800 m, 31 mar 1987, *B. Holst 3838* (COL, MO, US). Distrito Piar, cumbre del Auyan-tepui, en lugares pantanosos abiertos, 1800 m, 5 feb 1988, *F. Delascio & R. López 13613* (MO, VEN). Distrito Piar, cerro Kurún-tepui, aprox. 17 km al E de Canaima, vegetación arbustiva en sabana abierta sobre terreno rocoso, en la cumbre, muy frecuente en grietas entre

las rocas, formando densas colonias, 1050 m, 31 ago 1983, *O. Huber et al. 8188* (MO, VEN). Distrito Piar, altiplanicie ubicada en la sección más septentrional del brazo occidental del Auyan-tepui, *ca.* 25 km al SE de Canaima, 1650 m, 13 nov 1984, *O. Huber 9707* (MO, VEN). Distrito Piar, cumbre meridional del cerro Venado, aprox. 20 km al E de Canaima, vegetación arbustiva y herbácea sobre rocas de arenisca, dominante en todas las áreas rocosas, formando macollas, 1350 m, 24 sep 1985, *O. Huber & M. Huber 10847* (MO, VEN). Distrito Piar, meseta del Auyan-tepui, cumbre SE, a 15 km al WNW de Kamarata, 2400 m, 6 jul 1989, *O. Huber 12957* (SI, VEN). Sierra de Lemma, cabeceras del río Chicanán, 80 km (en línea recta) al SO de El Dorado, 500 m, 28 ago 1961, *J. Steyermark 89583* (NY). Distrito Roscio, sabanas y arbustales en la cumbre del cerro Chirikayen; aprox. 15 km al NO de Santa Elena de Vairén, 1580 m, 25 jun 1983, *O. Huber & C. Alarcón 7637* (MO, VEN). Selva de galería a lo largo del río, 75 km al N de Santa Elena de Uairén y 232 km al S de El Dorado, 1200 m, 19 dic. 1978, *J. Steyermark & V. Espinosa 117858* (COL, MO). Cerro Guaiquinima, cumbre, la extensión más septentrional del cerro, 1650 m, 9 abr 1979, *J. Steyermark et al. 117972* (MO, VEN).

***Axonopus chimantensis* Davidse**, Ann. Missouri Bot. Gard. 74: 418. 1987. Tipo: Venezuela. Bolívar: Distr. Piar, Macizo del Chimantá, sector centro-noreste del Chimantá-tepui, cabeceras orientales del caño Chimantá, *ca.* 2000 m, ene 1983, *O. Huber & J. Steyermark 6931* (holotipo MO!, isotipos K, NY, US!, SI!, VEN!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Davidse (1987, 2004), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus chimantensis* es endémica del macizo Chimantá en el estado Bolívar (Guayana venezolana). Ésta es frecuente en praderas húmedas o secas, en afloramientos rocosos y en grietas de rocas, donde forma pequeñas colonias o en arbustales y bosquecillos de *Bonnetia roraimae* Oliver (Bonnetiaceae) y en turberas. 1900-2200 msnm.

Observaciones. Esta especie es afín a *A. comatus* (Mez) Swallen, aunque esta última es una especie mucho más robusta. Además, *A. comatus* posee un raquis glabrescente (glabro, glabrescente a rala y laxamente piloso en *A. chimantensis*), pedicelos crateriformes (rectos en *A. chimantensis*), espiguillas y antecio superior ovoides (espiguillas de contorno lanceolado y antecio superior elipsoide en *A. chimantensis*) y lodículas oblongas (ovadas aunque con los contornos irregulares en *A. chimantensis*). Cabe destacar que observé algunas espiguillas geminadas aisladas en los racimos proximales del ejemplar *Huber & Steyermark 7043* (VEN).

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Bolívar**: Distrito Piar, macizo del Chimantá, sector centro meridional, vegetación predominante de arbustales densos sobre turberas, praderas herbáceas sabanoides, bosques ribereños, bosque bajo sobre diabasa y vegetación rupícola sobre terrazas rocosas de arenisca, 2100 m, 11-15 feb 1985, *O. Huber et al. 10242* (MO, SI, VEN). Distrito Piar, Macizo del Chimantá, cabeceras orientales

del Caño Chimantá, 26/29 ene 1983, *O. Huber & J. Steyermark 6896* (MO, VEN). Distrito Piar, Macizo del Chimantá; altiplanicie en la base meridional de los farallones superiores del Apacará-tepui, sector norte del macizo, 2200 m, 30 ene 1983, *O. Huber & J. Steyermark 7032*, *7043* (MO, VEN); 26/29 ene 1983, *J. Steyermark et al. 128007* (COL, MO, VEN), *128195* (MO, VEN); 30 ene 1983, *J. Steyermark et al. 128405* (MO, VEN). Chimantá Massif, island in Río Tirica above middle falls bellow summit camp, 1925 m, 5 feb 1955, *J. Steyermark & J. Wurdack 463* (F, NY).

***Axonopus comatus* (Mez) Swallen**, Fieldiana, Bot. 28 (1): 21. 1951. *Paspalum comatum* Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 67. 1917. Tipo: Brasil. Rio de Janeiro: Sin localidad, sin fecha, *A. F. M. Glaziou 15700* (holotipo B, isotipos BAA, K, US!).

Axonopus villosus Swallen, Fieldiana, Bot. 28 (1): 21. 1951. Tipo: Venezuela. Amazonas: Summit of Cerro Duida, savana hills, 1025-1200 m, 2 sep 1944, *J. A. Steyermark 58226* (holotipo F, isotipo US!, fotografía del isotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Mez (1917a, como *Paspalum comatum*), Steyermark (1951, como *Axonopus villosus*), Black (1963), Anton (1982), Davidse (2004, como *Axonopus villosus*), Giraldo-Cañas (2008b, como *Axonopus villosus*).

Distribución y hábitat. *Axonopus comatus* se distribuye en la Guayana venezolana (estados Amazonas y Bolívar), así como en el sudeste de Brasil, en donde sólo se conoce de la localidad tipo. Esta especie es frecuente en las praderas y los herbazales guayaneses venezolanos sobre turba en altiplanicies y áreas montanas. 1000-2200 msnm.

Observaciones. Después de estudiar los materiales tipo de *A. comatus* y *A. villosus* depositados en el herbario US, no se encontró diferencia alguna entre ambos materiales y por lo tanto, se propone dicha sinonimia (Giraldo-Cañas 2010). Steyermark (1951) y Anton (1982) ya habían sugerido la afinidad entre *A. comatus* y *A. villosus*, aunque no propusieron la sinonimia respectiva.

Por otra parte, cabe destacar que *A. comatus* es afín *A. schultesii* G. A. Black, una especie endémica de la Guayana colombo-venezolana. No obstante, *A. schultesii* se diferencia principalmente por sus vainas glabras, por el mayor número de racimos por panoja (hasta 20 en *A. schultesii* vs. hasta 17 en *A. comatus*), generalmente por una mayor longitud de sus pedicelos (0,3-1,8 mm de largo, raramente hasta *ca.* 3 mm en *A. schultesii* vs. 0,5-1,0 mm en *A. comatus*), por sus espiguillas elipsoides de contorno lanceolado (ovoides en *A. comatus*), por su antecio superior elipsoide (ovoide en *A. comatus*), por la mayor relación del antecio superior respecto de su espiguilla (0,2-1,4 mm más corto que la espiguilla en *A. schultesii* vs. del mismo o hasta 0,4 mm más corto en *A. comatus*) y por el denso penacho en la región distal del antecio superior (penacho laxo en *A. comatus*). Véanse las observaciones dadas para *A. chimantensis*.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Cerro Huachamacari, río Cunucunuma; Rim of

NE Escarpment, *ca.* 1900 m, 11 dic 1950, *B. Maguire et al. 30148* (NY). **Bolívar**: Distrito Cedeño, sierra de Maigualida, sector NE, altiplanicie tepuyana disectada sobre granito en las cabeceras del río Chajura, afluente occidental del río Erebato, aprox. 100 km (en línea recta) al SO del campamento Entrerríos, 5°33’ N - 65°13’ O, 2100 m, 18 nov 1988, *O. Huber & L. Izquierdo 12770* (SI, VEN).

***Axonopus eminens* (Nees) G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 92. 1963. *Paspalum eminens* Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 30. 1829. Tipo: Brasil. Brasilia aequatoriali, sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, SI, US!).
Axonopus gentilis Henrard, Blumea 5 (1): 276. 1942. Tipo: Suriname. Upper Sipaliwini: Camp IV, savannah, 23 oct 1935, *H. E. Rombouts 203* (holotipo L, isotipo U).
Axonopus eminens (Nees) G. A. Black var. *bolivianus* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 93. 1963. Tipo: Bolivia. Beni: near Reyes, on dry pampas near woods, 300 m, abr 1947, *H. C. Cutler 9088* (holotipo US!, isotipo SI, fotografía del holotipo en COL!).
Descripción e iconografía. Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum eminens*), Henrard (1942, como *Axonopus gentilis*), Black (1963), Anton (1982), Renvoize (1984a, 1998), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).
Distribución y hábitat. *Axonopus eminens* se distribuye en Bolivia, Brasil, Guyana, Surinam y Venezuela. A esta especie se le encuentra en cerrados, campos y sabanas húmedas. 150-1100 msnm.
Observaciones. *Axonopus eminens* se distingue por su hábito muy robusto y por sus espiguillas pequeñas y ovadas, las cuales son tan largas como su antecio superior respectivo. Además, *A. eminens* es la única especie del género con hojas pseudopecioladas, lo que permite reconocerla fácilmente. No obstante, *A. eminens* podría ser confundida con *A. siccus* (Nees) Kuhlm. (una especie de Argentina, Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay), aunque pueden distinguirse por la forma de las láminas foliares (lanceoladas a lineares y de ápice agudo en *A. eminens* vs. filiformes a lineares y de ápice largamente atenuado en *A. siccus*), por el tamaño de las espiguillas (1,5-2,0 mm de largo en *A. eminens* vs. 1,8-3,0 mm en *A. siccus*) y por la forma del antecio superior (ovoide en *A. eminens* vs. elipsoide en *A. siccus*). A pesar de las diferencias antes anotadas y de las hojas pseudopecioladas de *A. eminens*, Salariato *et al.* (2011) la ubicaron en la sinonimia de *A. siccus*, propuesta que no se comparte en base a lo observado en la presente investigación.
Material adicional examinado. VENEZUELA: **Bolívar**: Distrito Roscio, sabanas abiertas en la llanura aluvial del río Uairén en el hato “La Divina Pastora”, aprox. 8 km al N de Santa Elena de Uairén, 830 m, 25 jul 1983, *O. Huber & C. Alarcón 7826* (COL, MO, VEN).

***Axonopus equitans* Hitchc. & Chase**, Contr. U.S. Natl. Herb. 18 (7): 301. 1917. Tipo: Trinidad y Tobago. Port of Spain:

Fort George Road, grassland, 2 nov-7 dic 1912, *A. S. Hitchcock 9988* (holotipo US!, isotipos COL!, F, fotografía del holotipo en COL!).
Axonopus oteroi G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 126. 1963. Tipo: Brasil. Paraná: Guaíra (Salto das Sete Quédas), encontrada pequena formação de bélas touceiras, viçosas, à entrada da mata no Salto, 7 abr 1939, *J. Ramos de Otero 273* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).
Descripción e iconografía. Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).
Distribución y hábitat. *Axonopus equitans* se distribuye en Brasil (Maranhão, Paraná), Guayana Francesa, Surinam, Trinidad y Tobago y Venezuela. Esta especie crece en lajas y afloramientos rocosos, en bordes de bosques de galería, bancos de arena fluvial, en sabanas húmedas o en sabanas arboladas con *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (Malpighiaceae) y *Curatella americana* L. (Dilleniaceae). 100-400 msnm.
Observaciones. Por su hábito, *A. equitans* podría ser confundida con *A. pubivaginatus* Henrard (una especie de Brasil, Guayana Francesa, Guyana y Surinam). Sin embargo, *A. equitans* posee una lígula de mayor tamaño (0,5-0,7 mm de largo vs. 0,2 mm en *A. pubivaginatus*), espiguillas menores (2,3-2,5 mm de largo vs. 2,7-3,5 mm en *A. pubivaginatus*), antecio superior con un penacho apical más laxo (denso en *A. pubivaginatus*) y la relación del antecio superior respecto de su espiguilla es menor en *A. equitans* (0,10-0,25 mm más corto vs. 0,25-0,50 mm más corto en *A. pubivaginatus*).
Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Río Casiquiare, on crystalline laja near left bank of Caño Duquiapo, 2 km above Solano, 100-130 m, 10 jul 1959, *J. Wurdack & L. Adderley 43382* (NY).

***Axonopus leptostachyus* (Flüggé) Hitchc.**, Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 471. 1922. *Paspalum leptostachyum* Flüggé, Gram. Monogr., *Paspalum*: 122. 1810. Tipo: Venezuela. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. von Humboldt & A. J. A. Bonpland s. n.* (holotipo B-W, isotipo US!).
Axonopus macrostachyus Hitchc. & Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 18 (7): 301. 1917. Tipo: Trinidad y Tobago. Trinidad: Pitch Lake and vicinity, low open ground, 7 dic 1912, *A. S. Hitchcock 10093* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).
Axonopus paranaensis Parodi, Revista Arg. Agron. 28 (3-4): 111. 1961. *Axonopus paranaensis* Parodi ex G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 87. 1963, nom. illeg. superfl. Tipo: Argentina. Misiones: río Paraná, puerto “La Mina”, abundante en praderas bajas, 22 ene 1922, *L. R. Parodi 4266* (holotipo BAA, isotipos IAN, SI, US!, fotografía del holotipo en COL!).
Descripción e iconografía. Flüggé (1810, como *Paspalum leptostachyum*), Henrard (1942), Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Do Carmo Bastos (1991), Zuloaga *et al.* (1994, como *Axonopus paranaensis*), Renvoize (1998), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Salariato

& Morrone (2006), Giraldo-Cañas (2000c, 2008b), Salariato (2012).

Distribución y hábitat. *Axonopus leptostachyus* se distribuye en el nordeste de la Argentina, región oriental de Bolivia, Brasil, llanos de Colombia y Venezuela, Escudo Guayanés (Colombia, Guyanas y Venezuela) y Paraguay. Aunque ampliamente distribuida, *A. leptostachyus* es una especie poco frecuente y crece en lugares bajos e inundables, orillas y bancos de arena de ríos y, en sabanas secas o húmedas, arboladas o no. Ocasionalmente se le encuentra en bordes de bosque y en afloramientos rocosos. 50-900 msnm.

Observaciones. *Axonopus leptostachyus* es afín a *A. scoparius* (Flüggé) Kuhlm. y a *A. siccus*. De la primera se distingue, principalmente, por las dimensiones de su lígula (0,2-0,4 mm de largo en *A. leptostachyus* y 1,0-3,0 mm de largo en *A. scoparius*), inflorescencia simple en *A. leptostachyus*, mientras que en *A. scoparius* es compuesta, por la relación del antecio superior con respecto a la espiguilla, donde en *A. leptostachyus* el antecio es 0,6-1,0 mm más corto que la espiguilla y 0,10-0,35 mm más corto en *A. scoparius*, y por el ancho de la lámina, el cual corresponde a 3-10 (-13) mm en *A. leptostachyus* y 5-37 mm en *A. scoparius*. Por otra parte, *A. scoparius* es una especie ruderal. De *A. siccus* se diferencia, principalmente, por la lígula, la que en *A. siccus* es largamente pestañosa; además, esta especie presenta láminas revolutas, filiformes a lineares y, al igual que *A. scoparius*, presenta el antecio superior 0,10-0,35 mm más corto que la espiguilla.

Por sus características exomorfológicas (plantas robustas, perennes, cespitosas, rizomatosas, raquis glabro y escabriúsculo, gluma superior 2-5-nervia y nervios marcados), *A. leptostachyus* debe ser ubicada en *Axonopus* serie *Barbigeri*, contrario a la ubicación dada por Black (1963) y Anton (1982, 1986), quienes la ubicaron en *Axonopus* serie *Axonopus*. Esta nueva ubicación se respalda aún más con los análisis filogenéticos presentados por Giraldo-Cañas (2007), pues en todos los cladogramas siempre aparecía formando un subgrupo con *A. scoparius*. Al respecto, Henrard (1942) ya había sugerido la relación de *A. leptostachyus* con otras especies de *Axonopus* serie *Barbigeri* (*A. pubivaginatus* y *A. surinamensis* (Hochst. ex Steud.) Henrard). En ocasiones, el antecio superior de *A. leptostachyus* es dorado, lo que se prestaría a confusión con los miembros de *Axonopus* serie *Suffulti*, aunque en esta serie el antecio superior es castaño y además, los nervios de la gluma superior en los representantes de *Axonopus* serie *Suffulti* son débiles. Véanse las observaciones dadas para *A. longispicus* (Döll) Kuhlm., *A. piccae* Gir.-Cañas y *A. surinamensis*.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Bolívar**: Distrito Roscio, sabanas abiertas en el valle del río Mapaurí inferior, cerca de su confluencia con el río Kukenán, 900 m, 26 jun 1983, *O. Huber & C. Alarcón 7663* (MO, VEN). Dist. Heres, sabanas secundarias en la región del río Aza inferior, aprox. 7 km al NW del caserío Aza, 250 m, 5 abr 1984, *O. Huber 9388* (MO, NY, SI, VEN). **Monagas**: En sabana de *Trachypogon*, en depresión, sur de Monagas, 13 ago 1960, *M. Ramia 2469*

(VEN). Alrededor de depresión, en sabanas inarboradas de *Trachypogon*, SE del estado de Monagas, 11 ago 1989, *F. Zuloaga et al. 4387* (SI, VEN).

Axonopus longispicus **(Döll) Kuhlm.**, Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. *Paspalum longispicum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 105. 1877. Tipo: Brasil. Amazonas: Manaos, ene 1851, *R. Spruce 1382* (*Paspalum* 33) (holotipo K, isotipos BR, FREI, GH, M, P, US!).
Axonopus hitchcockii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 106. 1963. Tipo: Guyana. Vicinity of Tumatumari, on Potaro River, 3-4 ene 1920, *A. S. Hitchcock 17364* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).
Descripción e iconografía. Döll (1877, como *Paspalum longispica*), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004, como *Axonopus hitchcockii*), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).
Distribución y hábitat. *Axonopus longispicus* se distribuye en el norte de Brasil así como en la Guayana Francesa, Guyana y Venezuela (Giraldo-Cañas 2008b). Esta especie fue citada para Colombia por Judziewicz (1990), Zuloaga *et al.* (2003), Davidse (2004) y Salariato *et al.* (2011), pero a pesar de haber examinado numerosos ejemplares de un gran número de herbarios, aún no se han detectado especímenes colombianos de ésta. *Axonopus longispicus* crece a orillas de ríos y arroyos. Se estima que esta especie es poco frecuente dada la escasez de las colecciones. 100-1150 msnm.
Observaciones. Esta especie es afín a *A. leptostachyus*, de la que se separa claramente, ya que *A. longispicus* tiene espiguillas de 3,4-4 mm de largo (2,2-3,5 mm en *A. leptostachyus*) y antecio superior 0,9-1,4 mm más corto que la espiguilla (0,7-1,0 mm más corto en *A. leptostachyus*). Véanse las observaciones dadas para *A. piccae* Gir.-Cañas y *A. triglochinoides* (Mez) Dedecca.
Material adicional examinado. VENEZUELA: **Bolívar**: Gran Sabana, alrededores del Salto del Aponguao, 42.5 km al noroeste de la Misión de Santa Teresita de Kavanayén, 1130 m, 22 feb 1978, *J. Steyermark et al. 115606* (MO).

Axonopus piccae **Gir.-Cañas**, Caldasia 21 (2): 133. 1999. Tipo: Colombia. Guainía: Laja with indian clearing opposite the junction of the Río Negro, brazo casiquiare and Río Guainía, weedy area on Laja, 65 m, 25 jun 1984, *G. Davidse & J. Miller 26620* (holotipo COL!, isotipos COL!, MO!, VEN!).
Descripción e iconografía. Giraldo-Cañas (1999, 2008b).
Distribución y hábitat. *Axonopus piccae* sólo se conoce de la Guayana colombiana y de la Gran Sabana en el estado Bolívar (Venezuela). Esta especie crece en varias formaciones del Escudo Guayanés, como son las de los afloramientos rocosos (lajas) de Guainía (Colombia) y en bordes de bosque de la Gran Sabana de Bolívar. *Axonopus piccae* crece junto con *Axonopus* spp. (*Axonopus* serie *Barbigeri* y *Axonopus* sect. *Cabrera*), *Otachyrium versicolor* (Döll) Henrard, *Paspalum* spp. (grupo *Ceresia*), *Aechmea* sp., *Vriesea* sp. (Bromeliaceae),

Bulbostylis spp. (Cyperaceae), *Anemia* sp. (Pteridophyta), *Vellozia* sp. (Velloziaceae), *Xyris* spp. (Xyridaceae), varias especies de Rapateaceae y Eriocaulaceae, entre otras. El componente arbóreo y arbustivo de estas formaciones está representado principalmente por *Clusia* spp. (Clusiaceae), *Acanthella sprucei* Hook. f. (Melastomataceae), *Ouratea* spp. (Ochnaceae) y varias especies de *Byrsonima* (Malpighiaceae), entre otras. 50-900 msnm.

Observaciones. *Axonopus piccae* es afín a *A. leptostachyus* y a *A. longispicus*. De la primera se distingue, principalmente, por su lígula más larga (1 mm de largo) y por los nervios prominentes de su gluma superior, en la que el nervio central de ésta siempre es conspicuo. De *A. longispicus* se distingue, primordialmente, por el menor tamaño de sus espiguillas (2,2-2,6 mm de largo en *A. piccae* vs. 3,6-4,0 mm en *A. longispicus*) y por la menor relación del antecio superior respecto de su espiguilla (0,3-0,5 mm más corto que la espiguilla en *A. piccae* vs. 1,2-1,4 mm más corto en *A. longispicus*). Por otra parte, *A. piccae* podría confundirse con *A. scoparius*, de la que se separa claramente por su follaje equitante (follaje basal a principalmente caulinar en *A. scoparius*), por sus pedicelos crateriformes (acetabuliformes en *A. scoparius*), por su gluma superior y lema inferior 5-nervias (4-5-nervias en *A. scoparius*) y por su antecio superior, el cual es 0,3-0,5 mm más corto que la espiguilla en *A. piccae*, mientras que en *A. scoparius* éste es 0,1-0,3 mm más corto.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Bolívar**: 32 km N of La Ciudadella on way down from La Gran Sabana along highway to El Dorado, growing along roadside in montane forest, 890 m, 6 dic 1973, *G. Davidse et al. 4955* (MO, VEN).

***Axonopus schultesii* G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 123. 1963. Tipo: Colombia. Vaupés: quartzite savanna near head waters, Yapoboda, Río Kuduyari (tributary of Río Vaupés), 270-300 m, abr 1953, *R. Schultes & I. Cabrera 20011* (holotipo US!, isotipo MO!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Davidse (2004), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus schultesii* se distribuye en la Guayana colombo-venezolana. Esta especie es muy abundante en las sabanas herbáceas, herbaceo-arbustivas y arboladas de areniscas, en arbustales, en bordes de bosque y en afloramientos rocosos del occidente del Escudo Guayanés. 50-1000 msnm.

Observaciones. Cabe destacar que Anton (1982), Zuloaga *et al.* (2003, 2008) y Quattrocchi (2006), consideraron a *A. schultesii*, así como a *A. conduplicatus*, en la sinonimia de *A. laxiflorus* (Trin.) Chase (estas dos últimas especies son endémicas de Brasil), propuesta que no se comparte, ya que las tres entidades son muy diferentes. En cuanto a *A. schultesii* se refiere, ésta tiene espiguillas elipsoides (elíptico-oblanceoladas en *A. laxiflorus*), de (2,9-) 3,0-4,0 (-5,0) mm de largo (2,5-2,7 mm en *A. laxiflorus*), glabrescentes a leve y cortamente pilosas entre los espacios internervales marginales o hacia

la inserción con el pedicelo (glabras a glabrescentes en *A. laxiflorus*), y su antecio superior es 0,2-1,4 mm más corto que la espiguilla (0,3-0,5 mm más corto en *A. laxiflorus*), el cual es densamente piloso en su porción distal (glabro en toda su extensión en *A. laxiflorus*). No obstante, es innegable que *A. laxiflorus* es muy cercana a *A. schultesii*, pero quizás la característica más importante para separarlas tiene que ver con la naturaleza del antecio superior, una estructura clave en el reconocimiento de las especies del género (Giraldo-Cañas 2008b), toda vez que éste es glabro en *A. laxiflorus*, situación destacada por Trinius (1834), al referirse a su antecio superior "*flosculis prorsus homogeneis*", mientras que en *A. schultesii*, así como en *A. conduplicatus*, éste es siempre piloso en su extremo distal.

En cuanto a *A. conduplicatus* se refiere, ésta tiene pedicelos de 0,6-1,0 (-1,6) mm de largo (1,5-2,0 mm de largo en *A. laxiflorus*), presenta espiguillas ovoides a elipsoides (elíptico-oblanceoladas en *A. laxiflorus*), de (2,6-) 2,8-3,4 (-3,7) mm de largo (2,5-2,7 mm en *A. laxiflorus*), pilosas (glabras a glabrescentes en *A. laxiflorus*), su gluma superior posee nervios escabriúsculos (lisos en *A. laxiflorus*), y el antecio superior es tan largo como la espiguilla ó 0,1-0,3 mm más corto que ésta (siempre más corto en *A. laxiflorus*), el cual es piloso en la porción distal de la lema superior (glabro en toda su extensión en *A. laxiflorus*). Cabe resaltar que se estudió el material tipo y numerosos ejemplares de *A. schultesii* (Colombia y Venezuela), de *A. conduplicatus* (Brasil) y de *A. laxiflorus* (Brasil). Véanse las observaciones dadas para *A. comatus*.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Dpto. Atabapo, 3 km al NW de La Esmeralda, 160 m, 20 feb 1990, *G. Aymard & L. Delgado 8089* (MO, VEN), 26 feb 1990, *G. Aymard & L. Delgado 8275* (MO, VEN). Dpto. Atabapo, 8 km al E de La Esmeralda; sabanas herbaceo-arbustivas con dominancia de Rapateaceae, *Axonopus* spp., *Ruizterania* y *Ocotea esmeraldana*, 140 m, 20 feb 1990, *G. Aymard & L. Delgado 8107* (MO, VEN). Dpto. Atabapo, Alto río Orinoco, caño Soromoni, sabanas herbaceo-arbustivas sobre arenas blancas con dominancia de *Humiria balsaminifera* y *Casearia javitensis*, base del Duida, 15 km al NW de La Esmeralda, 250 m, 28 feb 1990, *G. Aymard & L. Delgado 8360* (MO, VEN). Budare, on south bank of upper Río Temi, 15.3 km (direct air distance) southwest of Yavita, *ca*. 110 m, 26 may 1996, *P. Berry et al. 6260* (MO). Río Orinoco Region, locally abundant in damp savanna, La Esmeralda, 16 jul 1951, *L. Croizat 137-bis* (RSA). Dpto. Atabapo, Cucurital de Caname, souther bank of the middle part of caño Caname, *ca.* 100 m, 30 abr 1 may 1979, *G. Davidse et al. 16935* (MO). Dpto. Atabapo, northern bank of Caño Caname, bearly opposite Cucurital Caname, *ca*. 95 m, 2 may 1979, *G. Davidse et al. 17048* (MO). Dpto. Atabapo, area between the W base of Cerro Yapacana and the headwaters of Caño Cotúa, *ca.* 100 m, 6 may 1979, *G. Davidse et al. 17204* (COL, MO, SI, VEN), *17210* (MO, VEN), *17273* (MO). Dpto. Atabapo, SE bank of the middle part of Caño Yagua at Cucurital de Yagua, 120 m, 8 may 1979, *G. Davidse et*

al. 17393 (MO). Dpto. Atabapo, cabecera del caño Cotúa hasta el pie occidental del cerro Yapacana, *ca.* 100 m, 14-28 feb 1978, *O. Huber 1533* (MO). Dpto. Atabapo, caño Caname, sabanas de Cucurital, aprox. 20 km al E de la boca, *ca*. 100 m, 29 abr/4 may 1979, *O. Huber et al. 3668* (MO, VEN). Dpto. Río Negro, sabana de la margen derecha (oriental) del bajo río Siapa, *ca*. 125 m, 6 feb 1981, *O. Huber & E. Medina 5770* (MO, VEN). Dpto. Río Negro, sabana en la ribera izquierda (sur) del bajo río Siapa, poco distante de su desembocadura en el río Casiquiare, *ca*. 125 m, 7 feb 1981, *O. Huber & E. Medina 5798* (MO, VEN). Dpto. Río Negro, río Pasimoni, 80 m, abr 1991, *J. Velazco 2001* (MO). Dpto. Atabapo, in saddle between Duida and Marahuaca near base of Duida, 1000 m, 25 oct 1988, *R. Liesner 25347* (COL).

***Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlm.**, Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 45. 1922. *Paspalum scoparium* Flüggé, Gram. Monogr., *Paspalum*: 124. 1810. *Axonopus scoparius* (Flüggé) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 22 (6): 471. 1922, isonym. Tipo: Venezuela. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. von Humboldt & A. J. A. Bonpland s. n.* (holotipo P-BONPL, isotipo US!).
Paspalum iridifolium Poepp., Reise Chile 2: 324. 1836. *Axonopus iridifolius* (Poepp.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 125. 1963. Tipo: Perú. In Collibus sylvaticis ad Cochero, año 1828, *E. F. Poeppig 24* (holotipo W, isotipos COL!, LE, US!).
Panicum columbiense Kuntze, Rev. Gen. 3 (3): 360. 1898. *Anthaenantia columbiensis* (Kuntze) Schum., Just's Bot. Jahresber. 261: 329. 1900. Tipo: Colombia. Antioquia: Medellín, *A. Posada Arango 11* (holotipo B).
Axonopus deludens Chase, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 134. 1911. Tipo: México. Jalisco: Barranca near Guadalajara, 20 oct 1903, *C. G. Pringle 8761* (holotipo US!, isotipos CM, MO!, fotografía del holotipo en COL!).
Paspalum fournierianum Ricker & Schell. var. *maximum* Thell., Mém. Soc. Sci. Neuchâtel 5: 344. 1913. Tipo: Colombia. Antioquia: ago, sin año, *P. F. Mayor 394* (holotipo no localizado, isotipo US!).
Paspalum mathewsii Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 62. 1917. *Axonopus mathewsii* (Mez) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 24: 432. 1927. Sintipos: 1 de 2. Perú. Sin localidad, sin fecha, *W. Mathews 3239* (sintipo B, isosintipos GH, K, US!). 2 de 2. Ecuador. In jugo centrali Andunum, 2200 m, *André 4322* (sintipo no localizado).
Paspalum tripinnatum Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 64. 1917. Tipo: Bolivia. La Paz: Yungas austr., Sirupaya, Yanacachi, sin fecha, *O. Buchtien 410* (holotipo B, isotipo US!).
Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhlm. f. *matogrossense* Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 46. 1922. Tipo: Brasil. Margens do Rio Juruena, abaixo do barra do Camararé, ene 1912, *F. C. Hoechne 5297 (134)* (holotipo no localizado).
Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhlm. var. *glabriusculus* Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 46. 1922. Tipo: Brasil. Minas Gerais: Sabará, Minas, ene 1916, *F.*

C. Hoechne 6676 (holotipo no localizado).
Axonopus micay Flüggé ex Hitchc. ex Pérez Arbeláez, Pl. Útil. Colombia (ed. 2): 113. 1947, nom. nud.
Axonopus scoparius (Flüggé) Kuhlm. fo. *typica* Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67: 53. 1948, nom. inval. Tipo: Brasil. Exp. Arinos-Tapajós, Rio Arinos, ene 1915, *J. G. Kuhlmann 79-80* (holotipo no localizado).
Axonopus micay García-Barriga, Caldasia 8: 432. 1960. Tipo: Colombia. Antioquia: Medellín, "yerba micay", *ca.* 1500 m, 11 jun 1930, *W. A. Archer 99* (holotipo COL!, isotipos MO!, US!).
Axonopus mexicanus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 144. 1963. Tipo: México. Sinaloa: About 47 miles east of Villa Union (1 mile east of Santa Lucía) on the road from Villa Unión to Durango, 1280 m, 27 sep 1953, *J. R. Reeder & C. G. Reeder 2445* (holotipo IAN, isotipo US!).

Descripción e iconografía. Flüggé (1810, como *Paspalum scoparium*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum scoparium*), Döll (1877, como *Paspalum scoparium*), Mez (1917a, como *Paspalum mathewsii*), Dedecca (1956), Crowder (1960), Black (1963), Luces de Febres (1963), Pohl (1980), Anton (1982), Tovar (1993), Pohl & Davidse (1994), Renvoize (1998), Valls *et al.* (2001), Davidse (2004, como *Axonopus iridifolius*), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008a, 2008b), Salariato *et al.* (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus scoparius* se distribuye en México, Mesoamérica, Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, y sólo se le conoce como planta cultivada o ruderal. Esta especie crece en orillas de caminos, campos abandonados, pastizales, áreas degradadas y en bordes de bosque. 0-2800 (3300) msnm.

Observaciones. Esta especie es sumamente variable, tanto en su hábito como en la coloración de sus espiguillas; así, se reconocen dos formas, una más baja denominada vulgarmente como "pasto micay", y otra de hábito robusto y generalmente con mayor número de racimos por inflorescencia, denominada principalmente como "pasto imperial". El número de racimos por inflorescencia es ampliamente variable, incluso en un mismo individuo puede haber 3 a 27, 24 a 81 ó 43 a 95 racimos por inflorescencia. Esta variación se da incluso en miembros de una misma población, establecida en un área que varía ambientalmente en muy cortas distancias. Es por esto que la amplia variación exhibida por esta especie se debe más a su plasticidad que a diferencias genéticas interpoblacionales (Giraldo-Cañas 2008b).

Davidse (2004) reconoce como especie diferente a *A. iridifolius*, mientras que Giraldo-Cañas (2008a) propuso reducir a este binomio como sinónimo de *A. scoparius*, toda vez que no encontró diferencias significativas entre los materiales tipo de ambos binomios. Por lo tanto, no se sigue el criterio de Davidse (2004).

Raramente se pueden encontrar algunos racimos proximales con unas pocas espiguillas geminadas, o algunas espiguillas con dos antecios fértiles, ambos con flores perfectas, lo que corresponde con el caso

de espiguillas trifloras (Giraldo-Cañas 2004, 2008b). Véanse las observaciones dadas para *A. leptostachyus* y *A. piccae*.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Dpto. Río Negro, Río Pasimoni, between its mouth and its juction with the Río Baria and the Río Yatua, 80 m, 23-25 jul 1984, *G. Davidse 27784* (MO). **Aragua**: Alto de Choroní, ca. 28 km north of Maracay (highest point on road), open areas along road in a cloud forest, 1500 m, 14 nov 1971, *G. Davidse 3091* (COL). **Bolívar**: Distrito Piar, trail between Kamarata and Uruyen, 480 m, 23 nov 1982, *G. Davidse & O. Huber 22486* (MO). En campos de cultivo de las estribaciones del cerro Ceita, hato La Divina Pastora, Gran Sabana, 23 feb 1946, *F. Tamayo 2923* (MO). **Guárico**: El Socorro, al borde de la laguna, 15 jul 1946, *A. Burkart 17208* (SI). **Mérida**: La Mucuy, 2800 m, oct 1955, *H. García-Barriga 15484* (COL). **Miranda**: Entre Ocumare del Tuy y Caracas; cultivada en ladera empinada, 30 jul 1946, *A. Burkart 17375* (SI). **Monagas**: Vía Cueva del Guácharo, sabana de piedra, 19 ago 1983, *R. Montes 1966* (MO, VEN). **Táchira**: Distrito Junín, road to El Reposo, SE of Delicias-Rubio highway, 1800-2000 m, 15 nov 1982, *G. Davidse & A. González 22267* (MO).

***Axonopus steyermarkii* Swallen**, Fieldiana, Bot. 28 (1): 20. 1951. Tipo: Venezuela. Amazonas: cerro Duida, southeastern-facing sandstone bluffs near Caño Negro (tributary of Caño Iguapo), 1095-1520 m, 26 ago 1944, *J. Steyermark 58001* (holotipo US!, isotipos COL!, MO!, NY, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Steyermark (1951), Black (1963), Anton (1982), Davidse (2004), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. Esta especie es endémica de Venezuela y sólo se conoce de dos cerros guayaneses (Duida y Marahuaca) del departamento de Atabapo del estado Amazonas. *Axonopus steyermarkii* crece en rocas cercanas a ríos o caídas de agua, en suelos arenosos, en bosques enanos, abiertos y musgosos, en terrenos pendientes y pedregosos y en cumbres (praderas) de cerros guayaneses. 1000-1600 msnm.

Observaciones. *Axonopus steyermarkii* es fácilmente distinguible por sus vainas auriculadas, y junto con *A. succulentus* G. A. Black (*Axonopus* serie *Suffulti*, una especie endémica de Paraguay), son las únicas especies del género que presentan este tipo de vaina. A pesar de esta característica compartida, ambas especies se separan claramente por la longitud de la lígula (0,5-1,0 mm en *A. steyermarkii* vs. 1,0-1,5 mm en *A. succulentus*), por el número de racimos de la panoja (3-9 en *A. steyermarkii* vs. 14-29 en *A. succulentus*), por el tamaño de las espiguillas (2,8-3,6 mm de largo en *A. steyermarkii* vs. 2,1-2,4 mm en *A. succulentus*), por la gluma superior (5-7-nervia en *A. steyermarkii* vs. 2-3-nervia en *A. succulentus*) y por el antecio superior (pajizo, levemente piloso en su porción distal y 0,1-0,5 mm más corto que la gluma superior en *A. steyermarkii* vs. castaño, glabro y tan largo como la gluma superior en *A. succulentus*).

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Dpto. Atabapo; slope of Cerro de Marahuaca, río

Yameduaka arriba, 1225 m, 17 feb 1985. *R. Liesner 17607* (MO). Atabapo, Cerro Marahuaca, slopes, "Sima" area, 1200 m, 19 0ct 1988, *R. Liesner 25088* (MO). Atabapo; below Salto Los Monos on tributary of headwaters of Río Iguapo, 1500-1600 m, 11 mar 1985. *R. Liesner 18516* (COL, MO). Atabapo, cerro Duida, cumbre, extremo norte, frente a la comunidad de Culebra, vegetación arbolada, terreno pendiente y pedregoso, 1400 m, 10 feb 1982, *J. Steyermark et al. 126436* (MO, VEN). Atabapo, cerro Marahuaca, laderas que miran al SO, cabeceras del río Iguapo, sector meridional de la Meseta Sur-Este, 1560 m, 13-14 oct 1983. *J. Steyermark 129590* (MO). Atabapo, cerro Marahuaca, "Sima Camp", slopes along eastern branch of Caño Negro, 1140 m, 21-22 feb 1985, *J. Steyermark & B. Holst 130429*, *130568* (COL, MO, VEN).

***Axonopus suffultiformis* G. A. Black**, Mem. New York Bot. Gard. 9 (3): 253. 1957. Tipo: Venezuela. Amazonas: northwest slopes, Cerro Yapacana, Río Orinoco, 1 ene 1951, *B. Maguire et al. 30520* (holotipo US!, isotipo COL!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Maguire & Wurdack (1957), Black (1963), Anton (1982), Davidse (2004), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus suffultiformis* es endémica de Venezuela (estados de Amazonas y Bolívar). Esta especie crece en sabanas de areniscas, sabanas abiertas con *Brocchinia* (Bromeliaceae), praderas, zonas rocosas, bosquecillos ribereños, arbustales densos y formaciones pioneras sobre rocas de arenisca expuestas, herbazales y bosques bajos sobre areniscas, laderas boscosas, y generalmente, forma densas colonias en medio de arbustos. 200-1800 msnm.

Observaciones. *Axonopus suffultiformis* es una especie fácil de reconocer por sus vainas notoriamente flabeladas, sus láminas caducas y por su raquis piloso. Por su raquis piloso, podría confundirse a esta especie con miembros de *Axonopus* serie *Suffulti*, pero las características ofrecidas por su espiguilla (gluma superior con nervios marcados) y por su antecio superior pajizo o verde claro, la ubican perfectamente en *Axonopus* serie *Barbigeri*.

Por su hábito flabelliforme y su porte robusto, *A. suffultiformis* podría confurdirse con *A. anceps*. No obstante, éstas pueden distinguirse claramente por la lígula (0,2-0,4 mm de largo en *A. suffultiformis* vs. 0,4-1,0 mm en *A. anceps*), por el número de racimos de la panoja (3-22 en *A. suffultiformis* vs. 20-100 en *A. anceps*), por la longitud de los pedicelos (*ca.* 0,5 mm en *A. suffultiformis* vs. 0,3-2,7 mm en *A. anceps*), por el tamaño de las espiguillas (1,8-2,3 mm de largo en *A. suffultiformis* vs. 1,7-3,0 mm en *A. anceps*) y por la forma del antecio superior (ovoide en *A. suffultiformis* vs. elipsoide en *A. anceps*). Véanse las observaciones dadas para *A. yutajensis*.

Es curioso que Davidse (2004) mencionó una variedad "A" para *A. suffultiformis*, pero dicha variedad carece de validez taxonómica, toda vez que no citó ni definió ningún material tipo ni le dio nombre de acuerdo con las normas de la nomenclatura botánica, y además, la única diferencia que

mencionó para separarla de la variedad tipo fue el collar no diferenciado para la variedad "A" vs. diferenciado para la variedad tipo.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Municipio Manapiare, Yutajé; en cerro 1,3 km al N del campamento Yutajé, 200-500 m, 19 jun 1996, *A. Fernández & X. Bastardo 8753* (COL, VEN). Dpto. Atures, sabana de ripio sobre colina ubicada en la parte alta del caño Picure, a unos 90 km al NNE de Santa Bárbara, 200 m, 30 jun 1979, *O. Huber 4006* (COL, MO, VEN), *4015* (MO, VEN). Dpto. Atabapo, serranía del Parú (Aroko), sabanas en el sector centro-oriental de la serranía, al S del río Parú, 800 m, 3 mar 1979, *O. Huber 3596* (MO, VEN); 710 m, 5-6 oct 1979, *O. Huber 4374* (MO, VEN). Cerro Yapacana, faldas boscosas que miran al SO, 550-825 m, 7 may 1970. *J. Steyermark & G. Bunting 103197* (COL, MO, VEN). Dpto. Río Negro, altiplanicie de arenisca, río Siapa o Matapire, poco arriba del macizo Aracamuni, codominante en la sabana abierta con *Brocchinia* (Bromeliaceae), 600 m, 14 feb 1981, *O. Huber 6023* (MO, VEN). **Bolívar**: Distrito Heres, macizo del Guaiquinima, frecuente en arbustales enanos, formando pequeñas colonias, 1350 m, 2 abr 1984, *O. Huber 9385* (MO, VEN). Distrito Roscio, sabanas y arbustales sobre cuesta ubicada *ca.* 7 km al SSE del salto Aponguao, en la cuenca alta del río Aponguao, 1350 m, 13 jun 1985, *O. Huber & C. Alarcón 10495* (SI, VEN). Distrito Cedeño, serranía Guanay, sector NO, altiplanicie poco disectada, inclinada hacia el S y SW, en las cabeceras más orientales del río Parguaza, 1700 m, 20-28 oct 1985, *O. Huber 10951* (MO, SI, VEN).

***Axonopus surinamensis* (Hochst. ex Steud.) Henrard**, Blumea 5 (1): 275. 1942. *Panicum surinamense* Hochst. ex Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 42. 1853. Tipo: Surinam. Sin localidad, sin fecha, *F. W. Hostmann & A. Kappler 1283* (holotipo P, isotipos BM, G, IAN, K, MO!, P, U, US!).
Paspalum fockei Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 62. 1917. *Axonopus fockei* (Mez) Henrard, Blumea 4 (3): 510. 1941. Tipo: Surinam. Paramaribo, año 1835, *H. O. Focke s. n.* (holotipo no localizado, probablemente en B, isotipo US!).
Axonopus surinamensis (Hochst. ex Steud.) Henrard var. *imberbis* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 125. 1963. Tipo: Brasil. Amazonas: Rio Içana, praia próxima à Malacacheta, em pura areia, 8 may 1948, *G. A. Black 48-2564* (holotipo IAN, isotipos COL!, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Mez (1917a, como *Paspalum fockei*), Henrard (1942), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Quattrocchi (2006), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. *Axonopus surinamensis* se distribuye en Venezuela, Guayana Francesa, Surinam y Brasil. A esta especie siempre se le ha encontrado en sabanas de terrenos arenosos. 100-500 msnm.

Observaciones. Por su hábito, podría ser confundida con *A. leptostachyus*. Sin embargo, *A. surinamensis* presenta un número menor de entrenudos, los nervios de su gluma superior (5-nervia)

son todos prominentes, mientras que en *A. leptostachuys* (gluma superior 2-5-nervia) el nervio medio es tenue o nulo y por último, el antecio superior de *A. surinamensis* es tan sólo 0,25-0,40 mm más corto que su respectiva espiguilla, mientras que en *A. leptostachyus* es 0,6-1,0 mm más corto. Por otra parte, las lodículas de *A. surinamensis* son enteras, mientras que las de *A. leptostachyus* son sublobadas.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Río Orinoco Region, a coarse grass, half-immersed on inundated bank, La Esmeralda, 2 jul 1951, *L. Croizat 14* (COL, RSA).

***Axonopus triglochinoides* (Mez) Dedecca**, Bragantia 15: 280. 1956. *Paspalum triglochinoides* Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 61. 1917. Tipo: Colombia. Guainía: ("Brasilia: Prov. Amazonas ad Casiquiare fluvii ostia") ad flum. Guainía, Rio Negro supra ostium fluminius Casiquiare, insula arenosa inundata fl. Guainía, año 1854, *R. Spruce 3756* (holotipo no localizado, probablemente en B, isotipos BR, G-Bois, K, US!, W).

Descripción e iconografía. Mez (1917a, como *Paspalum triglochinoides*), Dedecca (1956), Black (1963), Anton (1982), Davidse (2004), Giraldo-Cañas (2008b).

Distribución y hábitat. Esta especie crece en una pequeña porción guayanesa (área amazónica) compartida por Brasil, Colombia y Venezuela. *Axonopus triglochinoides* habita en suelos arenosos o rocosos a orillas de ríos y lajas. Especie poco frecuente, dada la escasez de sus colecciones. 50-150 msnm.

Observaciones. Por su hábito (plantas de aspecto delicado, hojas basales, fasciculadas, numerosas), por sus inflorescencias no exertas y por el tamaño de sus espiguillas (3,0-4,7 mm de largo), *A. triglochinoides* es claramente distinguible de las restantes especies. Sin embargo, Davidse (1987) la relaciona con la especie *A. rupestris* Davidse (una especie endémica Brasil), la que pertenece a *Axonopus* serie *Axonopus*. De ésta se distingue, principalmente, por la longitud del pedicelo (0,5-0,8 mm en *A. triglochinoides* vs. 0,1 mm en *A. rupestris*), por el mayor tamaño de las espiguillas (3,0-4,7 mm de largo vs. 2,9-3,5 mm en *A. rupestris*), por sus espiguillas glabras (prominentemente pubescentes en *A. rupestris*), por la longitud de la lema inferior, tan larga como la gluma superior en *A. triglochinoides* vs. más corta (0,2-0,3 mm) que la gluma superior en *A. rupestris*, y por el penacho apical de su antecio superior (antecio superior glabro en *A. rupestris*).

Por otra parte, *A. triglochinoides* es la única en el género que presenta la lema superior con asperezas marginales. Con base en las numerosas observaciones realizadas en otros géneros de las Panicoideae y en la revisión de abundante bibliografía, se podría concluir que la presencia de estas asperezas marginales en la lema superior sería única en dicha subfamilia. *Axonopus triglochinoides* es la especie que presenta el mayor número de autapomorfías entre todas las especies de *Axonopus* serie *Barbigeri*, lo que reflejaría una larga historia de divergencia del resto de las especies del género (Giraldo-Cañas 2007).

Es necesario destacar que Luces (1942), consideró en la sinonimia de *A. longispicus* a *A. triglochinoides* (como *Paspalum*

triglochinoides), situación que no se comparte ya que ambas especies son totalmente diferentes y por ningún motivo se prestan a confusión alguna, toda vez que *A. triglochinoides* corresponde a plantas gráciles (plantas robustas en *A. longispicus*), posee un follaje basal fasciculado (follaje dispuesto a lo largo de las cañas en *A. longispicus*), lígulas de 0,1-0,2 mm (de más de un mm en *A. longispicus*), láminas foliares lineares a aciculares (lanceoladas en *A. longispicus*), pedúnculos de 6-7 cm de largo (de 35-70 cm en *A. longispicus*), panojas de 6-8 cm de largo (de 10-30 cm en *A. longispicus*), 2-3 racimos por panoja (2-15 racimos en *A. longispicus*), pedicelos de 0,5-0,8 mm de largo (de 0,2-0,4 mm en *A. longispicus*), gluma superior con el nervio medio y los adyacentes tenues y los marginales engrosados (todos los nervios prominentes en *A. longispicus*), antecio superior elíptico y 0,2-0,5 mm más corto que la espiguilla (ovoide y 0,9-1,4 mm más corto que la espiguilla en *A. longispicus*), lodículas oblongas (sublobadas en *A. longispicus*) y anteras doradas a cobrizas (purpúreas a negruzcas en *A. longispicus*).

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Dpto. Atures, afloramiento granítico ("laja") en la margen derecha del río Guayapo, en el "Salto Moriche", 100-120 m, 9 oct 1983, *F. Guanchez & Varadarajan 2574* (MO, VEN). Orilla y alrededores del río Negro entre San Carlos del Río Negro y la boca del río Casiquiare, 18 feb/4 mar 1986, *B. Stergios & G. Aymard 8985* (MO).

***Axonopus yutajensis* G. A. Black**, Mem. New York Bot. Gard. 9 (3): 251. 1957. Tipo: Venezuela. Amazonas: Cerro Yutaje, Serranía Yutaje, Río Manapiare, along fork of Caño Yutaje, clumped, about 1 m high, common in thickets along left fork of Caño Yutaje, 1300-1400 m, 15 feb 1953, *B. Maguire & C. K. Maguire 35265* (holotipo US!, isotipo COL!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus arundinaceus G. A. Black, Mem. New York Bot. Gard. 9 (3): 251. 1957. Tipo: Venezuela. Amazonas: Cerro Moriche, Río Ventuari, frequent, dominant herb of mountainside, montane savanna in caño, 800 m, 14 ene 1951, *B. Maguire et al. 30883* (holotipo US!).

Descripción e iconografía. Maguire & Wurdack (1957), Black (1963), Anton (1982), Davidse (2004).

Distribución y hábitat. *Axonopus yutajensis* es endémica de Venezuela (estado Amazonas). Ésta crece en herbazales de cerros guayaneses, en donde puede ser una hierba dominante. 700-1500 msnm. De esta especie sólo se conocen los materiales tipo.

Observaciones. Por su hábito, su raquis piloso, su gluma superior con nervios marcados y por su antecio superior pajizo, *A. yutajensis* podría confundirse con *A. suffultiformis*. No obstante, éstas se pueden separar claramente por la menor densidad de las espiguillas en el raquis en *A. yutajensis* (8-11 espiguillas por cada 25 mm vs. 24-26 espiguiilas por cada 25 mm en *A. suffultiformis*), por la forma y el mayor tamaño de las espiguillas de *A. yutajensis* (ovadas a elípticas de 2,6-3,3 mm de largo vs. ovoides de 1,8-2,3 mm en *A. suffultiformis*) y por el menor tamaño de las anteras de *A. yutajensis* (1,2-1,3 mm de

largo vs. 1,3-1,7 mm en *A. suffultiformis*).

Especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* ser. *Capillares* G. A. Black

***Axonopus capillaris* (Lam.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 133. 1911. *Paspalum capillare* Lam., Tabl. Encycl. 1: 176. 1791. *Anastrophus capillaris* (Lam.) Nash, N. Amer. Fl. 17 (2): 161. 1912. TIPO: Guayana Francesa. Cayenne, sin fecha, *J. B. Leblond s. n.* (holotipo P-LA, isotipo US!).

Paspalum extenuatum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 25. 1829. *Axonopus extenuatus* (Nees) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. TIPO: Brasil. Bahia: Joazeiro et Terram Novam, mar, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, US!).

Paspalum minutum Trin., Linnaea 10 (3): 293. 1836. TIPO: Perú. Ad Cuchero in cultis vulgaris, 1829, *E. F. Poeppig s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos SI, US!).

Axonopus laxus Luces, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 20. 1953. TIPO: Venezuela. Aragua: Maracay, sabana del valle de El Limón, 25 sep 1947, *Z. Luces 299* (holotipo VEN, isotipo US!, fotografías del holotipo y el isotipo en COL!), **syn. nov.**

Descripción e iconografía. Flüggé (1810, como *Paspalum capillare*), Trinius (1826, 1828, como *Paspalum capillare*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum capillare* y *Paspalum extenuatum*), Döll (1877, como *Paspalum capillare* y *Paspalum extenuatum*), Nash (1912, como *Anastrophus capillaris*), Luces (1953, como *Axonopus laxus*), Dedecca (1956), Black (1963), Gould (1979), Pohl (1980), Judziewicz (1990), Do Carmo Bastos (1991), Tovar (1993), Pohl & Davidse (1994), Renvoize (1984a, 1998), Valls *et al.* (2001), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Salariato *et al.* (2011).

Distribución y hábitat. A esta especie se le encuentra desde el estado de Veracruz (México) hasta Bolivia y Brasil. *Axonopus capillaris* crece en rastrojos de zonas bajas, así como en campos, cerrados, pastizales, áreas rocosas, claros y sabanas. 0-1100 msnm.

Observaciones. Después de examinar los isotipos de *A. capillaris* y de *A. laxus*, así como las descripciones originales de ambos binomios, pude advertir que no hay diferencias entre estas especies, y por lo tanto, se propone esta nueva sinonimia.

Esta especie es fácilmente distinguible por su hábito y por su carácter anual. No obstante, bajo un examen ligero, *A. capillaris* puede ser confundida con una especie del género *Paspalum* L. (*P. orbiculatum* Poir., situación frecuente en los ejemplares de herbario, observación personal), pues presentan un aspecto semejante en sus estructuras vegetativas y reproductivas, además ambas especies no poseen gluma inferior y comparten una distribución geográfica similar en el continente americano. Sin embargo, *A. capillaris* se separa de ésta por la posición y la forma de las espiguillas (espiguillas bi-convexas con el dorso de la lema superior hacia afuera del raquis, características propias del género *Axonopus*, vs. espiguillas plano-convexas con el dorso de la lema superior hacia adentro del raquis, características del género *Paspalum*). Además, *A. capillaris*

se diferencia fácilmente por su carácter anual, por su hábito cespitoso (estolonífero en *P. orbiculatum*), por su raquis triquetro (angostamente alado en *P. orbiculatum*) y por el tamaño y la forma de las espiguillas (1,0-1,5 mm de largo y ovoides a elipsoides en *A. capillaris* vs. 0,8-1,2 mm de largo y suborbiculares y obtusas en *P. orbiculatum*).

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Anzoátegui**: Distrito Freites, cerro Peonía, serranía de Turimiquire, 1400-1700 m, 2-3 dic 1981, *G. Davidse & González 19915* (MO, VEN). **Guárico**: Estación biológica de Los Llanos, 10 km S of Calabozo, 60 m, 10 nov 1971, *G. Davidse 2955* (MO). **Trujillo**: Sabana de Monay, 24 abr 1946, *A. Burkart 16854* (SI).

Especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Axonopus* ser. *Suffulti* G. A. Black

***Axonopus cuatrecasasii* G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 147. 1963. Tipo: Colombia. Arauca: Los Llanos, río Casanare, Esmeralda, woods and savanna, 130 m, 19 oct 1938, *J. Cuatrecasas 3882* (holotipo US!, isotipo SI!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Renvoize (1998), Davidse (2004), Cialdella *et al.* (2006), Quattrocchi (2006).

Distribución y hábitat. Esta especie sólo se conoce de Bolivia, Colombia y Venezuela. *Axonopus cuatrecasasii* crece en sabanas de suelos arenosos o rocosos. 100-1000 msnm.

Observaciones. *Axonopus cuatrecasasii* se reconoce claramente por su hábito cespitoso, por sus estolones y por su antecio superior castaño.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Anzoátegui**: Sabanas de *Trachypogon* con árboles diseminados, El Piñal, 3 km NE de San Diego de Cabrutica, 17 ago 1982, *R. Montes 1304-A* (MO, VEN). Sabanas en los alrededores del hato La Iguana, Santa María de Ipire, 16 ago 1983, *R. Montes 1305-A* (MO). **Yaracuy**: 4 km N de Salom, sabana con rocas y con *Byrsonima*, *Trachypogon* y *Puya*, 1000 m, 20 oct 1982, *G. Davidse et al. 20754* (COL, MEXU, MO).

***Axonopus flabelliformis* Swallen**, Bull. Torrey Bot. Club 75 (1): 82. 1948. Tipo: Guyana. Half-way station between Wismar and Rockstone, Demerara River, in sandy soil, 30 dic 1919-ene 1920, *A. S. Hitchcock 17275* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus purpurellus Swallen, Bull. Torrey Bot. Club 75 (1): 83. 1948. Tipo: Surinam. Vicinity Sectie O, km 68, on wet sandy soil, 19 oct 1944, *B. Maguire & G. Stahel 24997* (holotipo US!, isotipos MO!, NY, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus kaietukensis Swallen, Bull. Torrey Bot. Club 75 (1): 83. 1948. Tipo: Guyana. Kaieteur Plateau, Kaieteur Savannahs, locally frequent, rocky dry ground, 14 may 1944, *B. Maguire & D. B. Fanshawe 23454* (holotipo US!, isotipos F, NY, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus tamayonis Luces, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 21. 1953. Tipo: Venezuela. Bolívar: Gran Sabana, Santa Elena, en el cerro Okurimá, 11 feb 1946, *F. Tamayo 2747* (holotipo VEN!, isotipos F, MO!, US!, fotografías del holotipo y de

dos isotipos en COL!).

Axonopus flabelliformis Swallen var. *camporum* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 145. 1963. Tipo: Guayana Francesa. Estrada Sinnamary-Iracoubo, km 13, campo, 29 oct 1954, *G. A. Black & R. M. Klein 54-17390* (holotipo IAN, isotipos CAY, US!, fotografía del holotipo en COL!).

Axonopus flabelliformis Swallen var. *decipiens* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 146. 1963. Tipo: Surinam. Poika Savanna, 4 jul 1951, *A. T. Semple 381* (holotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Luces (1953, como *Axonopus tamayonis*), Black (1963), Anton (1982), Judziewicz (1990), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004, como *Axonopus kaietukensis*), Cialdella *et al.* (2006), Quattrocchi (2006), Salariato *et al.* (2011).

Distribución y hábitat. *Axonopus flabelliformis* es una especie sudamericana (Bolivia, Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guyana, Surinam y Venezuela); cabe resaltar que Quattrocchi (2006) citó a esta especie para Centroamérica, pero en realidad *A. flabelliformis* es exclusiva de Sudamérica (Giraldo-Cañas, obs. pers., Cialdella *et al.* 2006). Ésta crece en sabanas, en afloramientos rocosos con vegetación abierta y en herbazales de arenas blancas. 0-2200 msnm.

Observaciones. Por su hábito y su aspecto flabeliforme, *A. flabelliformis* podría ser confundida con *A. pubivaginatus* Henrard (serie *Barbigeri*, una especie de Brasil, Guayana Francesa, Guyana y Surinam). De ésta se separa fácilmente por el tamaño de la espiguilla (1,2-2,0 mm en *A. flabelliformis*, 2,7-3,5 mm en *A. pubivaginatus*) y por la coloración del antecio superior (café en *A. flabelliformis*, pajizo en *A. pubivaginatus*). Además, en *A. flabelliformis* la gluma superior y la lemma inferior son escariosas y 2-3-nervias (membranáceas y 3-5-nervias en *A. pubivaginatus*), su antecio superior es tan largo o levemente más largo que su respectiva espiguilla (más corto en *A. pubivaginatus*) y éste es glabro (raramente con unos pocos microtricomas distales pero sin llegar nunca a constituir un penacho), mientras que *A. pubivaginatus* presenta un denso penacho de macrotricomas en su antecio superior.

Axonopus flabelliformis es una especie muy variable en cuanto a la pilosidad de sus hojas, las cuales pueden variar de glabras a hirsutas. Esta variación se verifico en ejemplares de Brasil, Colombia, Guayana Francesa, Guyana, Surinam y Venezuela. Véanse las observaciones dadas para *A. magallanesiae*.

Davidse (2004) consideró el ejemplar *O. Huber 12339* como *Axonopus* sp. "A", pero después del estudio detallado de los duplicados depositados en SI y VEN, se pudo determinar que dicho ejemplar pertenece claramente a *A. flabelliformis*.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Dpto. Atures, cumbre del cerro Yaví, en las cabeceras del río Parucito, 2100 m, 29 oct 1986, *O. Huber 11882* (SI, VEN). Dpto. Atures, cumbre del cerro Coro-Coro, en las cabeceras del río Manapiare, sector NW de la serranía Yutajé, 2200 m, 12 nov 1987, *O. Huber 12339* (SI, VEN). **Bolívar**: Distrito Piar, Guayaraca, S base of Auyan-tepui,

950 m, 25-27 nov 1982, *G. Davidse & O. Huber 22700* (MO). Distrito Piar, at top of Salto Aicha near E base of Uaipan-tepui, 1100 m, 27-28 nov 1982, *G. Davidse & O. Huber 22866* (MO). Distrito Roscio, altiplanicie entre San Francisco de Yuruaní y Chirimatá, aprox. 10-15 km al E de San Ignacio de Yuruaní, 1100 m, 2 mar 1984, *O. Huber 9162* (MO, NY, VEN). Distrito Roscio, región del río Yuruaní inferior, aprox. 5 km al W de San Ignacio de Yuruaní, 850 m, 12 jun 1985, *O. Huber 10448* (NY, SI, VEN).

***Axonopus gracilis* G. A. Black**, Mem. New York Bot. Gard. 9 (3): 254. 1957. Tipo: Venezuela. Amazonas: Cerro Sipapo (Paraque), infrequent, southeast ridge and savanna slopes, 1700 m, 20 dic 1948, *B. Maguire & L. Politi 27818* (holotipo NY, isotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Maguire & Wurdack (1957), Black (1963), Davidse (2004), Cialdella *et al.* (2006).

Distribución y hábitat. Esta especie en endémica de Venezuela y sólo se conoce del material tipo (Cerro Sipapo). 1700-1800 msnm.

Observaciones. Black (1963) ubicó a *A. gracilis* en *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Axonopus*, pero dada la naturaleza de las espiguillas y el ornamento y el color del antecio superior, esta especie debe ser ubicada en *Axonopus* sect. *Axonopus* serie *Suffulti*, lo que coincide con los criterios de Giraldo-Cañas (2000b) y Cialdella *et al.* (2006).

Es curioso que Zuloaga *et al.* (2003, 2008) y Quattrocchi (2006) consideraron a *A. gracilis* y a *A. polydactylus* (Steud.) Dedecca (una especie endémica de Brasil) como sinónimos, a pesar de que ambas especies son muy diferentes. Así, *A. gracilis* posee espiguillas de 2,6-2,8 mm de largo (1,2-2,0 mm en *A. polydactylus*), gluma superior y lema inferior 4-nervias (2-nervias en *A. polydactylus*), pedicelos escabriúsculos (glabros o pubérulos en *A. polydactylus*), raquis escabriúsculo y ondulado (pubérulo o hispídulo y ondulado a marcadamente sinuoso en *A. polydactylus*), panojas con 3-4 racimos (5-30 racimos en *A. polydactylus*) y lígulas de 0,2-0,4 mm de largo (0,4-0,5 mm en *A. polydactylus*). No obstante, las dos especies presentan un hábito semejante (plantas perennes, cespitosas, rizomatosas, con cañas plurinodes, vainas estriadas y glabras, nudos glabros, cuello inconspicuo, lígula pestañosa, láminas lineares principalmente basales, inflorescencias con pedúnculo aplanado, estriado y glabro). Por todo lo anterior, se considera apropiado restablecer la especie *A. gracilis*.

***Axonopus magallanesiae* Gir.-Cañas**, Caldasia 22 (2): 237. 2000. Tipo: Venezuela. Bolívar: Distrito Cedeño, meseta de Jaua, sector centro-meridional, bosques ribereños, arbustales y herbazales tepuyanos ubicados en altiplanicie meridional, cabeceras del río Marajano, afluente del río Cácaro, 1750-1800 m, 20 nov 1989, *O. Huber 12995* (holotipo COL!, isotipos MO!, MYF, SI!, VEN!).

Descripción e iconografía. Giraldo-Cañas (2000b), Davidse (2004), Cialdella *et al.* (2006).

Distribución y hábitat. *Axonopus*

magallanesiae es endémica de Venezuela y sólo se conoce del material tipo. 1700-1800 msnm.

Observaciones. Por su hábito y sus hojas conspicuamente equitantes, *A. magallanesiae* podría ser confundida con *A. flabelliformis*. No obstante, éstas se pueden separar fácilmente por el tamaño de las espiguillas (2,2-2,5 mm de largo en *A. magallanesiae* vs. 1,2-2,0 mm de largo en *A. flabelliformis*), por la gluma superior (4-5-nervia en *A. magallanesiae* vs. 2-3-nervia en *A. flabelliformis*), por el cuello de las hojas (conspicuo en *A. magallanesiae* vs. imperceptible en *A. flabelliformis*), por la longitud de la lígula (0,5 mm en *A. magallanesiae* vs. 0,3 mm en *A. flabelliformis*), por el número de racimos por panoja (3-5 racimos en *A. magallanesiae* vs. (3-) 7-19 (-30) racimos en *A. flabelliformis*) y por el ancho del raquis (0,4-0,5 mm de ancho en *A. magallanesiae* vs. 0,5-1,2 mm en *A. flabelliformis*).

***Axonopus pennellii* G. A. Black**, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 142. 1963. Tipo: Colombia. Meta: Villavicencio, sandy open hillside near Río Guatiquía, 700-900 m, 26-31 ago 1917, *F. W. Pennell 1539* (holotipo US!, isotipo NY!, fotografía del holotipo en COL!).

Descripción e iconografía. Black (1963), Davidse (2004), Cialdella *et al.* (2006), Morales *et al.* (2007).

Distribución y hábitat. Esta especie fue citada para Brasil por Zuloaga *et al.* (2003) y Filgueiras (2010), pero ésta sólo se conoce de los departamentos de Casanare y Meta (Colombia) (Giraldo-Cañas, datos sin publicar) y del estado Barinas (Venezuela) (Cialdella *et al.* 2006). *Axonopus pennellii* crece en sabanas de suelos arenosos, así como en escarpes rocosos. 200-1000 msnm.

Observaciones. *Axonopus pennellii* es afín a la especie brasileña *A. hoehnei* G. A. Black. De ésta se diferencia, principalmente, por la longitud de su lígula (0,3-0,6 mm en *A. pennellii*, 0,1 mm en *A. hoehnei*), por el ancho del raquis (0,4 mm en *A. pennellii*, 0,6-0,8 mm en *A. hoehnei*) y por la pilosidad de las espiguillas, las que son densamente pilosas en *A. hoehnei* y puberulentas en *A. pennellii*.

Aún cuando para el presente estudio no se localizo ningún ejemplar venezolano correspondiente a *A. pennellii*; su presencia en Venezuela está basada en el ejemplar "**Barinas**: 16 km al SW de Mérida intersection just outside of Barinas, 18 nov 1971, *G. Davidse 3183* (VEN, US)", el cual fue citado por Cialdella *et al.* (2006).

Especies de *Axonopus* P. Beauv. sect. *Cabrera* (Lag.) Chase

***Axonopus aureus* P. Beauv.**, Ess. Agrostogr.: 12. 1812. 1812. *Paspalum aureum* (P. Beauv.) Kunth, Nov. Gen. Sp. 1: 93. 1816. *Digitaria aurea* (P. Beauv.) Spreng., Syst. Veg. 1: 272. 1825. *Panicum aureum* (P. Beauv.) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 196. 1834. Neotipo (designado por Garófalo-Spalding, Fl. Guianas, Ser. A.: Phan., Fasc. 8: 88. 1990): Guayana Francesa. Savanne Corossony, PK 111 de la route Cayenne-St. Laurent, 27 dic 1986, *G. Cremers 9571* (neotipo US!, isoneotipos B, BR, CAY, INPA!, MG, MO!, MY, NY, P, PORT, U,

VEN).
Paspalum chrysostachyum Schrad., Mant. 2: 176. 1824. *Panicum chrysostachyum* (Schrad.) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 196. 1834. *Axonopus chrysostahyus* (Schrad.) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 54. 1940. Tipo: Brasil. Bahia: Comechativá, in campis ad Vals, sin fecha, *M. A. P. zu Wied Neuwied s. n.* (holotipo B, isotipos BAA, NY, US!).
Paspalum canescens Nees ex Trin., Gram. Panic.: 89. 1826. *Axonopus canescens* (Nees ex Trin.) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 55. 1940. Tipo: Brasil. Sin localidad, sin fecha, *G. H. von Langsdorff s. n.* (holotipo LE-TRIN, isotipos B, K, SI, US!).
Paspalum pulchrum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 79. 1829, como "*Paspalus pulcher*". *Panicum pulchrum* Willd. ex Spreng., Syst Veg. (ed. 16) 1: 272. 1824, pro syn., nom. nud. *Axonopus pulcher* (Nees) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 88. 1922. Lectotipo (designado por Garófalo-Spalding, Fl. Guianas, Ser. A.: Phan., Fasc. 8: 89. 1990): América del Sur. Sin localidad, sin fecha, *F. W. H. A. Humboldt s. n.* (lectotipo B, isolectotipo BM).
Paspalum ramosissimum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 80. 1829, como "*Paspalus ramosissimus*". *Axonopus ramosissimus* (Nees) Pilg., Nat. Pflanzenfam., ed 2, 14E: 55. 1940. Sintipos: 1 de 2. Brasil. Habitat in Brasilia australiori, sin fecha, *F. Sellow s. n. [277]* (sintipo B-W, isosintipos BAA, L, US!); 2 de 2. Brasil. In campis 1690-1800 ped. atis ad Taubaté, prov. S. Pauli, ad Formigas, in monte Serra do Gram Mogol, prov. Minarum, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (sintipo M).
Paspalum chrysocomum Trin ex Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 81. 1829, nom. inval.
Paspalum exasperatum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 81. 1829, como "*Paspalus exasperatus*", nom. illeg. superfl. *Axonopus exasperatus* (Nees) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 168. 1963, nom. illeg. Tipo: Brasil. Bahia: ad margines sylvarum prope Ferradas prov. Bahiensis, in via Felisbertiana, quae decendit e Minis, dic, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos LE-TRIN, P, US!).
Panicum holochrysum Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 195. 1834. *Axonopus holochrysus* (Trin.) Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941. Sintipos: 1 de 2. Brasil. S. da Chapada, in saxosis, rupibus, may 1827, *sin datos del recolector* (sintipo no localizado, isosintipo LE-TRIN); 2 de 2. Brasil. Scora da Chapada, in saxosis rupibusque, año 1829, *G. H. von Langsdorff s. n.* (sintipo LE-TRIN, isosintipo US).
Paspalum radiatum Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 195. 1834, nom. inval. *Axonopus radiatus* (Trin.) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922.
Panicum chrysodactylon Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 197. 1834. *Paspalum chrysodactylon* (Trin.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877.

Axonopus chrysodactylus (Trin.) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. Tipo: Brasil. “V. spp. Bras.”, sin más datos.
Panicum chrysites Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 38. 1853. *Paspalum chrysites* (Steud.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 117. 1877. *Axonopus chrysites* (Steud.) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 88. 1922. Tipo: Guayana Francesa. Sin localidad, año 1838, *M. Leprieur s. n.* (holotipo P, isotipos BM, MO!, SI, US!).
Paspalum gnaphalioideum Müll. Hal., Bot. Zeitung (Berlín) 19 (45): 332. 1861. Tipo: Surinam. In arenosis prope Jodensavanne, nov 1845, *Kegel s. n.* (holotipo B).
Paspalum pulchrum Nees var. *angustifolium* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 116. 1877. Tipo: Surinam. Feb-abr 1844, *A. Kappler 1524* (holotipo P, isotipos US).
Paspalum chrysodactylon (Trin.) Döll var. *glabratum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus sprucei* G. A. Black var. *glabratus* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 173. 1963. Lectotipo (designado por Giraldo-Cañas, Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.: en imprenta): Brasil. In saxosis prope Cuiabá et ad Hytú, sin fecha, *L. Riedel s. n. [921]* (US!, fotografía en COL!).
Paspalum chrysodactylon (Trin.) Döll var. *psilachne* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus canescens* (Nees ex Trin.) Kuhlm. var. *psilachne* (Döll) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 167. 1963. Tipo: Brasil. Bahia: sin localidad, sin fecha, *J. Blanchet 2443* (holotipo LE, isotipos BM, IAN, MO!, US!).
Paspalum chrysodactylon (Trin.) Döll var. *villosum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 118. 1877. *Axonopus sprucei* G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 172. 1963. *Axonopus carinato-vaginatus* (Mez) H. Scholz var. *sprucei* (G. A. Black) H. Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977. Tipo: Brasil. Pará: Santarém, sin fecha, *Spruce 661* (holotipo US, isotipo K).
Paspalum carinato-vaginatum Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 31. 1917. *Axonopus carinato-vaginatus* (Mez) H. Scholz, Willdenowia 8 (1): 95. 1977. Tipo: Brasil. Goiás: sin localidad, años 1894-1895, *A. F. M. Glaziou 22406* (holotipo ?, isotipo US!).
Paspalum holochrysum Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941, nom. nud.
Axonopus minutus Luces, Bol. Soc. Venez. Ci. Nat. 15 (80): 22. 1953. Tipo: Venezuela. Amazonas: Sierra de Marahuaca, Alto Orinoco, sin fecha, *Barnes 28* (holotipo VEN, isotipo US!, fotografía del holotipo en COL!).
Axonopus burchellii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 165. 1963. Tipo: Brasil. Goiás: Porto Real, sin fecha, *W. J. Burchell 8661* (holotipo US!, isotipos GH, K, US!).
Axonopus paucisetosus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 170. 1963. Tipo: Brasil. Maranhão: Carolina to San Antonio de Balsas, among rocks, top of rocky hill, 20-25 mar 1934, *J. R. Swallen 4053* (holotipo US!, isotipo NY!, fotografía del holotipo en COL!).
Axonopus tenuis Renvoize, Kew Bull. 39 (1): 182. 1984. Tipo: Brasil. Bahia: Serra do Sincorá, Lagoa Encantada, 19 km N.E. of Ibicoara near Brejão, lake side marsh, with some standing water, and disturbed

vegetation near cultivation, 1000 m, 1 feb 1974, *R. M. Harley et al. 15788* (holotipo CEPEC, isotipos COL!, K, MO!, US!).

Descripción e iconografía. Trinius (1826, 1828, como *Paspalum aureum*, *Paspalum canescens* y *Paspalum chrysostachyum*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum canescens*, *Paspalum chrysostachyum*, *Paspalum exasperatum*, *Paspalum pulchrum* y *Paspalum ramosissimum*), Steudel (1853-1855, como *Panicum aureum*, *Panicum chrysites*, *Panicum chrysodactylon*, *Panicum chrysostachyum* y *Panicum holochrysum*), Döll (1877, como *Paspalum chrysites*, *Paspalum chrysodactylon*, *Paspalum chrysostachyum*, *Paspalum pulchrum* y *Paspalum radiatum*), Nash (1912), Mez (1917b, como *Paspalum carinato-vaginatum*), Luces (1953, como *Axonopus minutus*), Swallen (1955), Dedecca (1956), Black (1963), Luces de Febres (1963, como *Axonopus pulcher*), Pohl (1980), Renvoize (1984a, 1998, como *Axonopus canescens*), Judziewicz (1990), Tovar (1993), Pohl & Davidse (1994), Giulietti *et al.* (1996), Giraldo-Cañas (2001, 2008b), Valls *et al.* (2001), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), de Oliveira *et al.* (2009, como *Axonopus tenuis*).

Distribución y hábitat. *Axonopus aureus* se distribuye desde el sur de México y las islas del Caribe hasta el sur de Bolivia y el sur de Brasil. Esta especie habita en sabanas de tierras bajas y ocasionalmente se le encuentra en bajas y medias altitudes en ambientes montanos. Muy abundante en las sabanas de los Llanos de Colombia y Venezuela, así como en los campos y los cerrados de Brasil, donde crece asociada con varias especies de *Trachypogon* (Poaceae: Andropogoneae), *Byrsonima* spp. (Malpighiaceae) y *Curatella americana* L. (Dilleniaceae). También se le encuentra en varias formaciones de los escudos Guayanés y Brasileño, en los bordes de bosques y carreteras y en zonas de vegetación secundaria baja y alterada. 0-2100 msnm.

Observaciones. *Axonopus aureus* es una especie muy variable, tanto en sus caracteres vegetativos como en sus estructuras reproductivas. Esta plasticidad fenotípica puede explicarse por su amplia distribución ambiental y altitudinal. Entre las características más destacables está la pubescencia de sus estructuras vegetativas o reproductivas, la que podría modificar el balance energético de la planta, reduciría el intercambio de calor y la difusión del vapor de agua. Así, el polimorfismo exhibido por *A. aureus* aumentaría la capacidad de la especie para colonizar un mayor espectro de ambientes. Otra de las características con alto grado de variación tiene que ver con las dimensiones de las plantas y de sus espiguillas, al igual que la forma del antecio superior. *Axonopus aureus* puede presentar individuos anuales o perennes, lo que puede interpretarse como una importante estrategia de la especie para sobrevivir en un ambiente particular.

En este estudio se ha preferido considerar a *A. aureus* como una entidad polimorfa, donde los extremos de variación, que anteriormente fueron interpretados como nuevos taxones, se consideran meras variantes continuas en respuesta a condiciones ambientales locales. Por esta

razón, se proponen nuevos sinónimos para esta especie (Giraldo-Cañas 2001), con base en la creencia de que modificaciones de este tipo (fenotípicas), responden, antes que a verdaderas diferencias genotípicas, a factores ecológicos y/o climáticos. También el análisis de gran número de ejemplares de todo el continente americano resultó coadyutorio en tal sentido. Otra de las razones que sustenta la sinonimia propuesta para esta especie, es el estudio de las características del ornamento del antecio superior (Giraldo-Cañas 2001, 2008b), las cuales exhiben una mínima variación, lo que impide que sean usadas con fines diagnósticos para reconocer varias especies. Además, la forma del antecio superior, la cual es muy variable en *A. aureus*, tampoco reviste importancia para separar especies.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Dpto. Atabapo, alrededores de Canaripó, a unos 20 km al E de la confluencia del río Ventuari con el Orinoco, 98 m, 31 may 1978, *O. Huber 1968* (MO, VEN). **Anzoátegui**: El Tigre, morichal con bañado ácido, 16 jul 1946, *A. Burkart 17238* (SI). Entre Pariaguán y Ciudad Bolívar, 16 jul 1946, *A. Burkart 17283* (SI). Soledad a Tigrecito, 18 jul 1946, *A. Burkart 17311* (SI). **Aragua**: 12 km S of Alto de Choroni along road to Maracay, 670 m, 14 nov 1971, *G. Davidse 3072* (MO). **Barinas**: Cerca de Ciudad Barinas, a 10 km de la carretera a Ciudad Bolívar, 9 nov 1955, *M. Ramia 1002* (VEN). **Bolívar**: Distrito Cedeño, vicinity of Panare village of Corozal, 6 km from Maniapure toward Caicara, 90-400 m, 15 oct 1985, *B. Boom & M. Grillo 6374* (COL, MO, MYF, NY). Distrito Sifotes, sabanas del valle del río Karaurín alto, 12 km al SW del Tramen-tepui, 1050 m, 3 sep 1986, *O. Huber 11722* (SI). A 3 km al S del salto Kama, 1100 m, 13 ago 1989, *F. Zuloaga et al. 4421* (SI, VEN). A 9 km al N de Santa Elena de Uairen, 900 m, 14 ago 1989, *F. Zuloaga et al. 4436* (SI, VEN). **Falcón**: Sierra de San Luis, montaña de Paraguariba, 1300 m, 21 jul 1967, *J. Steyermark 99381* (COL, VEN). **Guárico**: Estación Biológica de Los Llanos, *ca.* 10 km SE of Calabozo, 100 m, 4 nov 1973, *G. Davidse 3706* (MO), 7 ago 1989, *F. Zuloaga et al. 4359* (SI, VEN). **Portuguesa**: Al N de Boconoito, 250 m, *F. Zuloaga et al. 4307* (SI, VEN).

***Axonopus chrysoblepharis* (Lag.) Chase**, Proc. Biol. Soc. Wash. 24: 134. 1911. *Cabrera chrysoblepharis* Lag., Gen. Sp. Pl. 5. 1816. *Panicum chrysoblephare* (Lag.) Steud., Syn. Pl. Glumac. 1: 38. 1855. *Paspalum chrysoblephare* (Lag.) Döll, Fl. Bras. 2 (2): 119. 1877. Tipo: Panamá. Sin localidad, sin fecha, *L. Neé s. n.* (holotipo MA, isotipo BAA).

Paspalum excavatum Nees ex Trin., Gram. Panic.: 88. 1826. *Axonopus excavatus* (Nees ex Trin.) Henrard, Blumea 4 (3): 509. 1941. Tipo: Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (holotipo M, isotipos BM, SI, US!).

Paspalum immersum Nees, Fl. Bras. Enum. Pl. 2 (1): 82. 1829. *Panicum immersum* (Nees) Trin., Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Petersbourg, Ser. 6., Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat. 3,1 (2-3): 197. 1834. *Axonopus immersus* (Nees) Kuhlm., Relat. Comiss. Linhas Telegr. Estratég. Mato Grosso Amazonas 67 (11): 87. 1922. Sintipos: 1 de

3. Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius 549* (sintipo ?, isosintipos LE, US!); 2 de 3. Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *K. F. P. von Martius s. n.* (sintipo US!); 3 de 3. Brasil. Minas Gerais: sin localidad, sin fecha, *L. Riedel s. n.* (sintipo US!), nom. illeg. superfl., como *Paspalus immersus*.

Paspalum appendiculatum J. Presl, Reliq. Haenk. 1 (4-5): 211. 1830. *Axonopus appendiculatus* (J. Presl) Hitchc. & Chase, Contr. U.S. Natl. Herb. 18 (7): 300. 1917. Tipo: Panamá. Sin localidad, sin fecha, *T. Haenke s. n.* (holotipo PR, isotipo US!).

Paspalum immersum Nees var. *pilosum* Döll, Fl. Bras. 2 (2): 114. 1877. *Axonopus aureus* P. Beauv. var. *pilosus* (Döll) Henrard, Blumea 4 (3): 510. 1941. Tipo (probable): Brasil. Goiás: sin fecha, *W. J. Burchell 6847 ó 6875* (holotipo probablemente en US).

Panicum savannarum Schltdl. ex G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 161. 1963, nom. inval.

Descripción e iconografía. Trinius (1826, como *Paspalum excavatum*), Nees ab Esenbeck (1829, como *Paspalum immersum*), Steudel (1853-1855, como *Panicum chrysoblephare*, *Panicum immersum*), Döll (1877, como *Paspalum chrysoblephare* y *Paspalum immersum*), Nash (1912), Luces (1942), Dedecca (1956), Black (1963), Luces de Febres (1963), Pohl (1980), Renvoize (1984a, como *Axonopus appendiculatus*, 1998), Judziewicz (1990), Tovar (1993), Pohl & Davidse (1994), Zuloaga *et al.* (1994), Giraldo-Cañas (2001, 2008b), Valls *et al.* (2001), Davidse (2004), Sousa da Rocha & Secco (2004), Quattrocchi (2006), Salariato *et al.* (2011).

Distribución y hábitat. Esta especie se distribuye desde Guatemala hasta Bolivia, Paraguay y el sur de Brasil. *Axonopus chrysoblepharis* crece en diferentes tipos de sabana o pastizales de tierras bajas, ocasionalmente se le encuentra en bajas y medianas alturas en regiones montanas. Aunque ampliamente distribuida, es una especie poco frecuente. 0-1600 msnm.

Observaciones. *Axonopus chrysoblepharis* es una especie fácilmente distinguible por la disposición de sus espiguillas (las cuales están hundidas en depresiones del raquis) y por el ancho del raquis (1,0-1,5 mm de ancho). Entre las especies de *Axonopus* estudiadas, ésta es la única que presenta diferencias marcadas entre la gluma superior y la lema inferior en cuanto al número de nervios y la posición e intensidad de éstos. Además, en *A. chrysoblepharis* los racimos presentan una prolongación estéril, en la que se evidencian cicatrices de espiguillas o espiguillas reducidas a su gluma superior y lema inferior justo en la región terminal, mientras que en el resto del género los racimos son fértiles en toda su extensión y rematan en una espiguilla fértil (Giraldo-Cañas 2000a), excepto en *A. bryoides* y *A. hydrolithicus*. Por otra parte, esta especie es la que presenta el mayor número de autapomorfías dentro del género *Axonopus* (seguida por *A. triglochinoides*), lo que reflejaría una larga historia de divergencia del resto de las especies del género (Giraldo-Cañas 2007).

En lo que se refiere a las características del antecio superior en las dos especies de *Axonopus* sect. *Cabrera*, éste es muy parecido, diferenciándose básicamente por

la densidad de papilas (14-19 papilas/10.000 µm² en *A. aureus*, 18-22 papilas/10.000 µm² en *A. chrysoblepharis*) y porque las papilas de *A. chrysoblepharis* son un poco más grandes, dándole así un aspecto más rugoso a la superficie del antecio superior. Por otra parte, esta especie, al igual que *A. aureus*, puede presentar individuos anuales o perennes, dependiendo de las condiciones ambientales en las que se desarrolla. Por lo tanto, la longevidad de una planta es una respuesta ecológica que no puede ser usada como característica diagnóstica para separar las especies de *Axonopus* sect. *Cabrera*.

Material adicional examinado. VENEZUELA: **Amazonas**: Isla Carestia, río Orinoco, *ca.* 5 km NW of Sanariapo, 50 m, 3 nov 1971, *G. Davidse 2881* (MO). **Aragua**: Al O de Ciudad Barinas, 3 dic 1969, *M. Ramia 3505* (VEN). **Cojedes**: 21 km W of San Carlos, along highway 5, 17 nov 1971, *G. Davidse 3142* (VEN). **Lara**: Entre Cabudare y Sarare, 1 dic 1964, *M. Ramia 2930* (MO). **Táchira**: Andrés Bello, Loma Blanca, 27 sep 1942, *F. Tamayo 2283* (VEN). **Sucre**: Guanta, Los Altos, ene 1942, *F. Tamayo 2147* (VEN).

Especies excluidas de la flora de Venezuela

***Axonopus polydactylus* (Steud.) Dedecca**, Bragantia 15: 273. 1956. Esta especie fue citada para Venezuela por Zuloaga *et al.* (2008), pero ésta es endémica de Brasil (Giraldo-Cañas, obs. pers., Cialdella *et al.* 2006).

***Axonopus pubivaginatus* Henrard**, Blumea 5 (1): 276. 1942 (sinónimo: *Axonopus maguirei* G. A. Black). Esta especie fue citada para Venezuela por Zuloaga *et al.* (2003, 2008), pero hasta el presente nunca he encontrado especímenes venezolanos de la misma. Esta especie se distribuye en Brasil, Guayana Francesa, Guyana y Surinam (Giraldo-Cañas 2008b).

***Axonopus ramosus* Swallen**, Contr. U.S. Natl. Herb. 29: 413. 1950. Esta especie fue citada para Venezuela por Davidse (2004) y Zuloaga *et al.* (2008), pero ésta se distribuye en Surinam, Guayana Francesa y norte de Brasil (Giraldo-Cañas, obs. pers., Judziewicz 1990; Cialdella *et al.* 2006).

Agradecimientos

Al Instituto de Ciencias Naturales y a la Universidad Nacional de Colombia por las facilidades que me brindó para la preparación de este trabajo. A todo el personal científico y técnico de los herbarios AAU, AS, BA, BAF, BRG, CAUP, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, HUQ, IAN, IBGE, INPA, JAUM, K, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, RSA, SI, SP, TOLI, U, UPTC, US, VEN y XAL, por su valioso apoyo durante la visita a sus instalaciones o por el préstamo de sus colecciones del género *Axonopus*. A la Red Latinoamericana de Botánica RLB (Santiago, Chile) por el financiamiento inicial de la investigación del género *Axonopus* (beca de perfeccionamiento 96-P4) y por el financiamiento del viaje al herbario MEXU (México D. F.). Al Jardín Botánico de Nueva York (EE.UU.) por financiar el viaje y la estadía en la ciudad de Nueva York. A la Fundación para la Promoción de la Investigación y la Tecnología (Banco

de la República, Colombia) por financiar dos viajes y las estadías en los EE.UU. Al Herbario Nacional de los Estados Unidos de América “US” (Washington D. C., EE.UU.), los herbarios del Jardín Botánico Rancho Santa Ana “RSA” (Claremont, California, EE.UU.), Jardín Botánico de Missouri “MO” (St. Louis, Missouri, EE.UU.) e Instituto de Botánica Darwinion “SI” (Buenos Aires, Argentina), por las facilidades económicas brindadas para las visitas a sus instalaciones. La Universidad Nacional de Colombia financió la visita al herbario INPA (Manaos, Brasil). A los doctores F. O. Zuloaga (SI), O. Morrone (SI), P. M. Peterson (US), R. Soreng (US), S. Lægaard (AAU) y J. F. Veldkamp (L), por sus valiosas colaboración e información y enriquecedores comentarios. Al Dr. S. Nozawa (VEN) y al Comité Editorial de la Revista Pittieria, por sus acertados comentarios y sugerencias, los que ayudaron a mejorar significativamente la versión incial del manuscrito. Al Centro de Equipos Interfacultades “CEIF” (Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.) por su colaboración en el uso del microscopio electrónico de barrido. Este artículo es una contribución derivada del proyecto “Estudios morfológicos, anatómicos y taxonómicos en gramíneas neotropicales”, de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá D. C.

Referencias bibliográficas

ALISCIONI, S. 2002. Contribución a la filogenia del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Ann. Missouri Bot. Gard.* 89: 504-523.

ANTON, A. 1982. *Las especies de* Axonopus *sección* Axonopus*: sinopsis morfológica y taxonómica.* Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba (Argentina) (inédita). 228 p.

ANTON, A. 1986. Contribución al conocimiento de la anatomía foliar del género *Axonopus* (Poaceae). *Darwiniana* 27: 157-168.

ASSIS, L. C. S. 2009. Coherence, correspondence, and the renaissance of morphology in phylogenetic systematics. *Cladistics* 25: 528-544.

BLACK, G. A. 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). *Advancing Frontiers Pl. Sci.* 5: 1-186.

BONO, G. 1996. *Flora y vegetación del Estado Táchira, Venezuela*. Monografie xx, Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. 951 p.

CABRERA, A. L. & A. WILLINK. 1980. *Biogeografía de América Latina*. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, monografía nro. 13, serie de Biología, Washington D. C. 2^{da}. edición. 117 p.

CAMPBELL, C., J. QUINN, G. CHEPLICK & T. BELL. 1983. Cleistogamy in grasses. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 14: 411-441.

CASTRO SOUZA, V. 2010. Publicações em taxonomia no Brasil: um panorama do momento atual. In: *Diversidade vegetal brasileira. Conhecimento, conservação e uso* (Absy, M. L., F. D. de Almeida Matos & I. Leão do Amaral, eds.), pp. 335-339. 61° Congresso Nacional de Botânica, Sociedade Botânica do Brasil,

Manaus.

CATASÚS GUERRA, L. J. 2002. Las gramíneas (Poaceae) de Cuba, II. *Cavanillesia Altera* 3: 1-163.

CHASE, A. 1911. Notes on genera of Paniceae, IV. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 24: 103-160.

CIALDELLA, A. M., O. MORRONE & F. O. ZULOAGA. 2006. Revisión de las especies de *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae), serie *Suffulti*. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 93: 592-633.

CIALDELLA, A. M. & A. S. VEGA. 1996. Estudios sobre la variación estructural de las espiguillas en géneros de la tribu Paniceae (Poaceae). *Darwiniana* 34: 173-182.

CLAYTON, W. D. & S. A. RENVOIZE. 1999. Genera Graminum: Grasses of the World. *Kew Bull., Additional series* 13: 1-389. Royal Botanic Gardens, Kew, 3era. edición.

CRINS, W. 1991. The genera of Paniceae (Gramineae: Panicoideae) in the southeastern United States. *J. Arnold Arbor., suppl. ser.* 1: 171-312.

CRISCI, J. 1994. La especie: realidad y conceptos. In: *Taxonomía biológica* (Llorente Bousquets, J. & I. Luna, eds.), pp. 53-64. Universidad Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica, México D. F.

CROWDER, L. V. 1960. *Gramíneas y leguminosas forrajeras en Colombia*. Boletín Técnico Nro. 8, Ministerio de Agricultura de Colombia, Oficina de Investigaciones Especiales, Centro Nacional de Investigaciones Agrícolas "Tibaitatá", Bogotá D. C. 111 p.

DAVIDSE, G. 1987. Four new species of *Axonopus* (Poaceae: Paniceae) from Tropical America. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 74: 416-423.

DAVIDSE, G. 2004. *Axonopus* P. Beauv. *Fl. Venezuelan Guayana* 8: 45-62.

DEDECCA, D. M. 1956. As espécies brasileiras do gênero *Axonopus* (Gramineae). *Bragantia* 15: 251-296.

DE CARVALHO, C. J. B. & E. A. B. ALMEIDA (eds.). 2011. *Biogeografia da América do Sul. Padrões e processos*. Editora Roca Ltda., São Paulo. 306 p.

DE OLIVEIRA, R. P., H. M. LONGHI-WAGNER, T. S. FILGUEIRAS, A. COSTA DA MOTA & P. LAGE VIANA. 2009. Poaceae. En: A. M. Giulietti, A. Rapini, M. J. Gomes de Andrade, L. Paganucci de Queiroz & J. M. Cardoso da Silva (organizadores), *Plantas raras do Brasil*: 326-340. Conservação Internacional, Universidade Estadual de Feira de Santana, Belo Horizonte.

DO CARMO BASTOS, M. 1991. A flora rupestre da serra de Carajás (Gramineae). II. Gênero *Axonopus* P. Beauv. *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér. Bot.* 7: 473-483.

DÖLL, J. C. 1877. Gramineae I. Paniceae. *Fl. Bras.* 2: 33-342.

DUNO DE STEFANO, R., F. STAUFFER, R. RIINA, O. HUBER, G. AYMARD, O. HOKCHE, P. E. BERRY & W. MEIER. 2009. Assessment of vascular plant diversity and endemism in Venezuela. *Candollea* 64: 203-212.

FILGUEIRAS, T. S. 1995. *Flora dos estados de Goiás e Tocantins*, vol. 17: Gramineae (Poaceae). Coleção Rizzo, Goiânia. 210 p.

FILGUEIRAS, T. S. 2010. *Axonopus*.

In: Catálogo de Plantas e Fungos do Brasil 2, (Campostrini Forzza, R. & P. Leitman, eds.), pp. 1470-1472. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.

FLÜGGÉ, J. 1810. *Graminum monographiae. Pars I.* Paspalus. Reimaria. Impensis F. Perthes et J. H. Besser, Hamburgo. 224 p.

GIRALDO-CAÑAS, D. 1999. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) de la Guayana de Colombia y Venezuela. *Caldasia* 21: 132-140.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2000a. Estudios sobre la variación estructural de las sinflorescencias del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae): tipología y tendencias evolutivas. *Darwiniana* 38: 209-218.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2000b. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Paniceae) de la Guayana venezolana e inventario del género para Venezuela. *Caldasia* 22: 237-243.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2000c. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 91: 183-191.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2001. Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 95: 207-223.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2004. Características micromorfológicas y anatómicas de la espiguilla y el antecio superior del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Caldasia* 26: 1-35.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2005. Las especies colombianas del género *Digitaria* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Caldasia* 27: 25-87.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2007. Análisis filogenético del género neotropical *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) con base en caracteres morfológicos y anatómicos. *Biodiversidad* 26: 9-27.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2008a. Revisión del género *Axonopus* (Poaceae: Paniceae): Primer registro del género en Europa y novedades taxonómicas. *Caldasia* 30: 301-314.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2008b. Sistemática del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) y revisión de las especies de la serie *Barbigeri*. Serie Biblioteca José Jerónimo Triana 17: 1-211. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2010. Novedades taxonómicas en *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Brasil. *Rodriguésia* 61: 137-142.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2011. Una nueva especie de *Arthropogon* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) y primer registro del género en Colombia. *Caldasia* 33: 397-412.

GIRALDO-CAÑAS, D. 2012. Primer registro de *Chrysopogon aciculatus* (Poaceae: Panicoideae: Andropogoneae) en Sudamérica. *Revista Acad. Colomb. Ci. Exact.* 138: 5-14.

GIRALDO-CAÑAS, D. & P. M. PETERSON. 2009a. Revisión de las especies del género *Sporobolus*

(Poaceae: Chloridoideae: Sporobolinae) del noroeste de Sudamérica: Perú, Ecuador, Colombia y Venezuela. *Caldasia* 31: 41-76.

GIRALDO-CAÑAS, D. & P. M. PETERSON. 2009b. El género *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae: Cynodonteae: Muhlenbergiinae) en Colombia. *Caldasia* 31: 269-302.

GIRALDO-CAÑAS, D., P. M. PETERSON & I. SÁNCHEZ VEGA. 2012. *The genus* Eragrostis *(Poaceae: Chloridoideae) in northwestern South America (Colombia, Ecuador, and Peru): Morphological and taxonomic studies*. Biblioteca José Jerónimo Triana 24: 1-195. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

GIULIETTI, A. M., M. G. L. WANDERLEY, H. LONGHI-WAGNER, J. R. PIRANI & L. PARRA. 1996. Estudos em "sempre-vivas": taxonomia com énfase nas espécies de Minas Gerais, Brasil. *Acta Bot. Brasileira* 10: 329-377.

GOULD, F. W. 1979. Poaceae. *Flora of the Lesser Antilles* 3: 25-220.

GOULD, F. W. & R. B. SHAW. 1992. *Gramíneas. Clasificación Sistemática*. AGT Ed., S.A., México D. F. 381 p.

GRAHAM, A. 2011. *A natural history of the New World. The ecology and evolution of plants in the Americas*. The University of Chicago Press, Chicago. 387 p.

HACKEL, E. 1890. *The true grasses*. Henry Holt & Company, Nueva York. 228 p.

HÄFLIGER, E. & H. SCHOLZ. 1980. *Grass weeds 1. Weeds of the subfamily Panicoideae*. CIBA-GEIGY Ltd., Basle. 142 p.

HENRARD, J. T. 1942. Some new species of *Axonopus* (Gramineae). *Blumea* 5: 274-279.

HENRARD, J. T. 1945. On a new species of *Axonopus* from South America, with critical observations. *Blumea* 5: 525-529.

HITCHCOCK, A. S. 1908. Types of American grasses: a study of the American species of grasses described by Linnaeus, Gronovius, Sloan, Swartz and Michaux. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 12: 11-158.

HITCHCOCK, A. S. 1950. *Manual of the grasses of the United States*. United States Department of Agriculture, Miscellaneous Publication No. 200, Goverment Printing Office, Washington D. C. 1051 p.

HOLMGREN, P., N. HOLMGREN & L. BARNETT. 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the World. The New York Botanical Garden, Nueva York. 693 p.

HUBER, O. 2008. Breve síntesis de los grandes paisajes vegetales de Venezuela. In: *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela* (Hokche, O., P. E. Berry & O. Huber, eds.), pp. 41-56. Fundación Instituto Botánico De Venezuela "Dr. Tobías Lasser", Caracas.

JUDZIEWICZ, E. J. 1990. Family 187. Poaceae (Gramineae). A. Gorts-van Rijn (ed.), Flora of the Guianas, Series A, Phanerogams 8: 1-727. Koeltz Scientific Books, Königstein.

LEVIN, D. 2001. 50 years of plant speciation. *Taxon* 50: 69-91.

LÓPEZ, A. & O. MORRONE. 2012.

Phylogenetic studies in *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) and related genera: Morphology and molecular (nuclear and plastid) combined analyses. *Syst. Bot.* 37: 671-676.

LUCES, Z. 1942. *Géneros de las gramíneas venezolanas*. Boletín Técnico No. 4, Ministerio de Agricultura y Cría, Tipografía Garrido, Caracas. 152 p.

LUCES, Z. 1953. Especies de gramíneas nuevas para la ciencia. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.* 15: 3-29.

LUCES DE FEBRES, Z. 1963. *Las gramíneas del Distrito Federal*. Instituto Botánico, Ministerio de Agricultura y Cría, Caracas. 250 p.

MCNEELY, J. A., K. R. MILLER, W. V. REID, R. A. MITTERMEIER & T. B. WERNER. 1990. *Conserving the world's biological diversity*. IUCN-WWF, Gland. 193 p.

MAGUIRE, B. & J. J. WURDACK. 1957. The Botany of the Guayana highland-Part II. *Mem. New York Bot. Gard.* 9: 235-392.

MARTÍNEZ-LABORDE, J. B., F. CHIANG & R. KIESLING. 2002. Presentación a la edición en español. In: *Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Código de Saint Louis, edición en español)* (Kiesling, R., ed.), pp. ix-xiv. Instituto de Botánica Darwinion-Missouri Botanical Garden, Buenos Aires. 181 p.

MAYO, S. J., R. ALLKIN, W. BAKER, V. BLAGODEROV, I. BRAKE, B. CLARK, R. GOVAERTS, C. GODFRAY, A. HAIGH, R. HAND, K. HARMAN, M. JACKSON, N. KILIAN, D. W. KIRKUP, I. KITCHING, S. KNAPP, G. P. LEWIS, P. MALCOLM, E. VON RAAB-STRAUBE, D. M. ROBERTS, M. SCOBLE, D. A. SIMPSON, C. SMITH, V. SMITH, S. VILLALBA, L. WALLEY & P. WILKIN. 2008. Alpha E-Taxonomy: Responses from the systematics community to the biodiversity crisis. *Kew Bull.* 63: 1-16.

MEZ, C. 1917a. Generis *Paspali* species novae. XIII. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 15: 60-76.

MEZ, C. 1917b. Generis *Paspali* species novae. VIII. *Repert. Spec. Nov. Regni Veg.* 15: 27-32.

MEZ, C. 1921. Neue gramineen. *Bot. Jahrb. Syst.* 56 *(Beibl.* 125*)*: 1-12.

MORALES, T., M. RAMIA, R. DUNO DE STEFANO, G. AYMARD, H. RODRÍGUEZ, R. WINGFIELD, F. O. ZULOAGA, C. RAMÍREZ REYEZ, G. DAVIDSE & S. NOZAWA. 2007. Poaceae. In: *Catálogo anotado e ilustrado de la flora de los Llanos de Venezuela* (Duno de Stefano, R., G. Aymard & O. Huber, eds.), pp. 294-323. Fundación para la defensa de la naturaleza (FUDENA), Fundación Empresas Polar y Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser (FIBV), Caracas.

MORRONE, O., L. AAGESE, M. A. SCATAGLINI, D. L. SALARIATO, S. S. DENHAM, M. A. CHEMISQUY, S. M. SEDE, L. M. GIUSSANI, E. A. KELLOGG & F. O. ZULOAGA. 2012. Phylogeny of the Paniceae (Poaceae: Panicoideae): integrating plastid DNA sequences and morphology into a new classification. *Cladistics* 28: 333-356.

MORRONE, O., A. S. VEGA & F. O. ZULOAGA. 1996. Revisión de las especies del género *Paspalum* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae), grupo *Dissecta* (s. str.). *Candollea* 51: 103-138.

NASH, G. V. 1912. Poales. Poaceae (pars). *N. Amer. Fl.* 17: 99-196.

NEES AB ESENBECK, C. G. 1829. Agrostologia brasiliensis. In: C. F. P. Martius (ed.), *Fl. Bras. Enum. Pl.* 2: 1-608.

NICORA, E. G. & Z. E. RÚGOLO DE AGRASAR. 1987. *Los géneros de gramíneas de América austral*. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires. 611 p.

NICORA, E. G. & Z. E. RÚGOLO DE AGRASAR. 1998. Tipos de Gramineae conservados en el herbario Gaspar Xuárez, Buenos Aires (BAA) procedentes de Berlín (B). *Darwiniana* 36: 163-199.

NOZAWA, S. 2007. Actualización taxonómica de las gramíneas citadas en “Flora y vegetación del estado Táchira. Venezuela” de Bono (1996), con notas adicionales. *Memorias XVII Congreso Venezolano de Botánica*: 830-833.

NOZAWA, S. & D. PACHECO. 2007. Aspectos sistemáticos y corológicos de la familia Poaceae en Venezuela. *Memorias XVII Congreso Venezolano de Botánica*: 59-60.

PETERSON, P. M. & D. GIRALDO-CAÑAS. 2011. Las especies de *Muhlenbergia* (Poaceae: Chloridoideae) de Argentina. *Caldasia* 33: 21-54.

PETERSON, P. M. & D. GIRALDO-CAÑAS. 2012. *Eragrostis*. En: F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton (eds.), Flora Argentina. Flora Vascular de la República Argentina, Volumen 3 - Tomo 1: 178-203, Monocotyledoneae-Poaceae: Aristidoideae a Pharoideae. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA – IMBIV CONICET – Instituto de Botánica Darwinion IBODA, Córdoba (Argentina).

POHL, R. W. 1980. Family 15. Gramineae. Flora Costaricensis. *Fieldiana, Bot. (New Series)* 4: 1-608.

POHL, R. W. & G. DAVIDSE. 1994. *Axonopus* P. Beauv. *Fl. Mesoamericana* 6: 356-359.

QUATTROCCHI, U. 2006. *CRC World dictionary of grasses. Common names, scientific names, eponyms, synonyms, and etymology*. Vol. I. CRC Press - Taylor & Francis Group, Boca Ratón (Florida, EE. UU.). 2383 p.

RADDI, G. 1823. *Paspalus*. Agrostogr. Bras. 3: 23-30.

RENVOIZE, S. A. 1998. *Gramíneas de Bolivia*. The Royal Botanic Gardens, Kew. 644 p.

ROMERO BUJÁN, M. I. 2008. *Catálogo da flora de Galicia*. Instituto de Biodiversidade Agraria e Desenvolvemento Rural IBADER, Lugo. 172 p.

ROSENGURTT, B., B. ARILLAGA DE MAFFEI & P. IZAGUIRRE DE ARTUCIO. 1970. *Gramíneas uruguayas*. Departamento de Publicaciones, Universidad de la República, Montevideo. 491 p.

SALARIATO, D. L. 2012. *Axonopus* P. Beauv. In: *Flora Argentina. Flora Vascular de la República Argentina* (F. O. Zuloaga, Z. E. Rúgolo & A. M. Anton, eds.), Volumen 3 - Tomo 1:

262-270, Monocotyledoneae-Poaceae: Aristidoideae a Pharoideae. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria INTA – IMBIV CONICET – Instituto de Botánica Darwinion IBODA, Córdoba (Argentina).

SALARIATO, D. L. & O. MORRONE. 2006. *Axonopus* P. Beauv. In: *Flora Chaqueña –Argentina–: Familia Gramíneas* (Molina, A. M. & Z. E. Rúgolo de Agrasar, eds.), pp. 432-446. Colección Científica del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria 23. Buenos Aires.

SALARIATO, D. L., F. O. ZULOAGA & O. MORRONE. 2011. Contribución al conocimiento de las especies del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae) para Sudamérica austral. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 98: 228-271.

SCHARGEL, R. 2011. Una reseña de la geografía física de Venezuela, con énfasis en los suelos. *Biollania (edición especial)* 10: 11-26.

SCHÖNENBERGER, J. & M. VON BALTHAZAR. 2012. Modern plant morphological studies. *Bot. J. Linnean Soc.* 169: 565-568.

SOUSA DA ROCHA, A. & R. SECCO. 2004. Contribuição à taxonomia de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae) no Estado do Pará, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 18: 295-304.

SOUSA SILVA, C. 1990. Botanical resources from Neotropical savannas. In: *Las sabanas americanas: aspecto de su biogeografía, ecología y utilización* (Sarmiento, G., ed.), pp. 126-140. Centro de Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, Facultad de Ciencias, Universidad de Los Andes, Mérida.

STEUDEL, E. G. 1853-1855. Synopsis Plantarum Graminearum. En: E. G. Steudel (ed.), *Synopsis Plantarum Glumacearum* 1: 1-475.

STEYERMARK, J. A. 1951. Contributions to the flora of Venezuela. *Fieldiana, Bot.* 28: 1-242.

SWALLEN, J. R. 1955. Flora of Guatemala. Part II: Grasses of Guatemala. *Fieldiana, Bot.* 24: 1-390.

TOVAR, Ó. 1993. Las gramíneas (Poaceae) del Perú. *Ruizia* 13: 1-480.

TRINIUS, C. B. 1820. *Fundamenta Agrostographiae*. J. G. Heubner, Viena. 228 p.

TRINIUS, C. B. 1826. *De Graminibus Paniceis: Disertatio botanica altera*. Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, Petropolis (San Petersburgo). 289 p.

TRINIUS, C. B. 1828. *Species Graminum. Iconibus et descriptionibus illustravit*. Vol. 1. Impensis Academiae Imperialis Scientiarum, Petropolis (San Petersburgo).

TRINIUS, C. B. 1834. Panicearum genera retractavit speciebusque compluribus illustravit. *Mem. Acad. Imp. Sci. Saint-Peterbourg, Ser. 6, Sci. Math., Seconde Pt. Sci. Nat.* 3, 1 (2-3): 90-355.

URBANI, F. 2011. Un esbozo de la geología de Venezuela. *Biollania (edición especial)* 10: 27-32.

URIBE MELÉNDEZ, J. 2008. Monografía de *Frullania* subgénero *Meteoriopsis* (Frullaniaceae, Marchantiophyta). *Caldasia* 30: 49-94.

VALLS, J. F. M., H. M. LONGHI-WAGNER & I. I. BOLDRINI. 2001.

Axonopus. In: *Fl. Fanerogâmica Estado de São Paulo* 1 (Poaceae) (Longhi-Wagner, H. M., V. Bittrich, M. G. Lapa Wanderley & G. J. Sheperd, eds.), pp. 129-140. Editora Hucitec, São Paulo.

VOGT, L., T. BARTOLOMAEUS & G. GIRIBET. 2010. The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. *Cladistics* 26: 301-325.

WATSON, L. & M. J. DALLWITZ. 1992. *The grass genera of the world*. CAB International, Wallingford. 1038 p.

WULFF, A. 1990. Estudios cromosómicos en Barnadesiinae (Mutisieae, Asteraceae). I. *Chuquiraga* y *Doniophyton*. *Darwiniana* 30: 185-193.

ZULOAGA, F. O., J. DUBCOVSKY & A. SÁENZ. 1987. Estudio exomorfológico e histofoliar de las especies americanas del género *Acroceras* (Poaceae: Paniceae). *Darwiniana* 28: 191-217.

ZULOAGA, F. O., O. MORRONE, G. DAVIDSE, T. S. FILGUEIRAS, P. M. PETERSON, R. J. SORENG & E. J. JUDZIEWICZ. 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. Subfamilies Panicoideae, Aristoideae, Arundinoideae, and Danthonioideae. *Contr. U.S. Natl. Herb.* 46: 1-662.

ZULOAGA, F. O., O. MORRONE, S. NOZAWA & M. RAMIA. 2008. Poaceae. In: *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela* (Hokche, O., P. E. Berry & O. Huber, eds.), pp. 789-818. Fundación Instituto Botánico de Venezuela "Dr. Tobías Lasser", Caracas.

ZULOAGA, F. O, O. MORRONE, Z. E. RÚGOLO DE AGRASAR, A. M. ANTON, M. O. ARRIAGA & A. M. CIALDELLA. 1994. Gramineae V. *Fl. Paraguay* 23: 1-327.